

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Teoretická a evoluční biologie



Martin Zitko

Ekologické faktory ovlivňující variabilitu ultrafialového zbarvení
květů

Ecological factors influencing variability of ultraviolet colouration
of flowers

Diplomová práce

Školitel: doc. Mgr. Karel Kleisner, PhD.

Praha, 2019

Poděkování:

Rád bych na prvním místě poděkoval Karlu Kleisnerovi za vedení mé diplomové práce a za vše, co mě v posledních letech naučil. Pavlu Pecháčkovi patří mé díky za uvedení do světa ultrafialových zbarvení. Děkuji i všem ostatním, kteří mi pomáhali, zvláště pak těm, kteří se se mnou vydávali navštěvovat blatouchy do jejich domovů.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 8. srpna 2019

Podpis:

Abstrakt

Ultrafialové zbarvení květů rostlin je variabilní jak mezi jednotlivými druhy, tak zpravidla i mezi jedinci daného druhu. Význam těchto vzorů a odlišností mezi nimi byl spojován převážně s vizuálním vnímáním opylovačů. V této práci referujeme o variabilitě v ultrafialovém vzoru volského oka blatouchu bahenního (*Caltha palustris*) na základě 289 pozorovaných jedinců ze 32 odlišných stanovišť. Ukazujeme, že variabilita tohoto vzoru je značná i v rámci jednotlivých stanovišť a že se předvídatelně mění v závislosti na zeměpisné šířce. Tato patrnost tmavšího zbarvení květů směrem k rovníku je dalším příkladem šířeji pochopeného Glogerova pravidla v rostlinné říši. Jako jedna z nejpravděpodobnějších příčin pozorované patrnosti se jeví vliv ultrafialového světla. Dále rozebíráme slabiny tohoto vysvětlení, mezery v dosavadním poznání tématu a možné směry dalšího výzkumu.

Klíčová slova: ultrafialové, volské oko, blatouch bahenní, *Caltha palustris*, Glogerovo pravidlo

Abstract

Ultraviolet colouration of flowers varies both among and within species. The significance of these patterns and differences among them was usually associated with a visual perception of pollinators. In this study we examine the variation of marsh marigold's (*Caltha palustris*) bull's-eye pattern on a basis of 289 observed individuals from 32 distinct locations. The variation of this pattern is shown to be quite large within separate locations and the pattern is predictably changing according to latitude. This trend of darker colouration towards the equator is another example of a more widely understood Gloger's rule in the plant kingdom. The effect of ultraviolet radiation appears to be one of the most likely causes of this phenomenon. Hereafter we analyse the weakness of this explanation, the gaps in current knowledge and propose possible directions of further research.

Keywords: ultraviolet, bull's-eye, marsh marigold, *Caltha palustris*, Gloger's rule

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Variabilita ultrafialových kreseb	3
1.1.1	Glogerovo pravidlo a vzhled rostlin	4
1.1.2	Bogertovo pravidlo	6
1.1.3	Vliv abiotických faktorů	6
1.1.4	Vliv biotických faktorů	8
1.2	Květy, oči, skvrny	9
2	Cíle práce	10
3	Materiál a metody	12
3.1	Modelový druh - blatouch bahenní	12
3.2	Získávání vzorků	12
3.3	Technika fotografování, úprava fotografií, analýza	12
3.4	Geografické a klimatické proměnné	15
3.5	Statistické zpracování dat	18
3.5.1	Korelační analýza	18
3.5.2	Lineární smíšené modely	18
4	Výsledky	19
4.1	Korelační analýza	21
4.2	Lineární smíšené modely	23
4.2.1	Modely vlivu geografických proměnných na ultrafialovou kresbu . . .	24
4.2.2	Modely vlivu klimatických proměnných na ultrafialovou kresbu . . .	26
5	Diskuze	30
6	Závěr	34

Seznam zkratek

d_o průměrná délka květního lístku

I_{sl} průměrná roční intenzita slunečního záření

izo izotermalita

S_k obsah celkové plochy květu

s_p průměrný roční úhrn srážek

s_{sez} sezonalita srážek

S_{uva} obsah UV pohlcující plochy květu

S_{uvr} obsah UV odrážející plochy květu

t_p průměrná roční teplota

t_{roz} roční rozptyl teplot

t_{sez} teplotní sezonalita

UV ultrafialové světlo

uvb1 průměrná roční intenzita UV-B

uvb5 suma průměrných měsíčních intenzit UV-B za nejintenzivnější čtvrtinu roku

uvp poměr mezi S_{uva} a S_k

UV-A ultrafialové světlo typu A o vlnové délce 315 až 400 nm

UV-B ultrafialové světlo typu B o vlnové délce 280 až 315 nm

1 Úvod

I uprosil zpupný Feathón otce svého Hélia, by svěřil mu po jediný den řízení vozu jeho ohnivého. Jaký to dar, jaký to trest! Plamenní koně v mžiku oka vycítili slabost toho vozataje a úprkem se ženou, hned výše, hned níže, mimo cestu obvyklou. Toho dne pocítila země krutost jejich žáru, od toho dne prý se Etiopané černou kůží honosí.

Přehršel podobných etiologických mýtů nám připomíná, jak rozmanitost forem živého vždy člověka oslovovala. Stále máme touhu odvyprávět si, jak živé organismy ke svému vzhledu přišli, proč se mezi sebou liší, proč se podobají. Ani na těchto stránkách nás nebude zajímat nic jiného. V současné době to však činíme na způsob zvláštního druhu mýtu - evolučního příběhu. Námětem této práce bude variabilita v ultrafialovém zbarvení květů rostlin, hledáme logiku variací vzhledu.

Právě variabilita organismů je jedním ze základních principů, se kterým snad každá evoluční teorie pracuje. V čem se mezi sebou jednotlivé teorie mimo jiné liší, je jak velký význam v evoluci jí připisují a jaká je její povaha. Například Charles Darwin (1868, s. 249), ačkoli se sám variabilitou značně zaobírá, píše: „Uvážíme-li velmi složitý a výborně přizpůsobený organismus, variabilita, přestože nezbytně nutná, nabývá podřadného významu ve srovnání s důležitostí selekce.“¹ Moderní syntéza, která sama sebe považovala za jediného dědice Darwinova, hovoří ústy jednoho ze svých tvůrců, Ernsta Mayra, podobně: „K pochopení evoluce je méně důležité znát jak vzniká genetická variabilita, než jak s ní selekce zachází.“² (Mayr, 1963, s. 25). Variabilita je náhodná, téměř neomezená. Jediný princip udělující evoluci směr je selekce (Mayr, 1980). Avšak samotný Darwin nebyl ve své pozici natolik vyhraněný. Připouští jak vliv vnějšího prostředí, který by mohl způsobit změnu variability určitým směrem, tak i vnitřní tendenci organismů měnit se podobným způsobem (Darwin, 1859, s. 131 - 166).

Kámen, který stavitelé moderní syntézy zavrhl a který považoval Charles Darwin spíše za podřadný, stal se kvádrem nárožním konkurenčních evolučních teorií. Například v ortogenezi se kladl důraz na roli variability v evoluci na úkor principů ostatních. Ačkoli se její verze liší autor od autora, společně poukazují k jednomu: Variabilita je omezená. Organismy mají sklon se měnit určitým směrem a tento sklon určuje jejich evoluci nezávisle na selekci. Přehled různých ortogenetických pojetí můžeme nalézt např. v knize *Orthogenesis vs. Darwinism* (Popov, 2018). V poslední době se mnozí autoři opět zabývají tématy, která problematizovali zastánci ortogeneze, např.: Wimsatt et Schank (1988); McShea (2005); Zakharova (2008); Kovalenko (2011); Sharov (2014). Proč se vážně zabývat na

¹For although variability is indispensably necessary, yet, when we look at some highly complex and excellently adapted organism, variability sinks to a quite subordinate position in importance in comparison with selection.

²It is less important for the understanding of evolution to know how genetic variation is manufactured than to know how natural selection deals with it.

první pohled pouhými historickými podivnostmi? Neexistuje totiž žádná teorie, jakkoliv stará či absurdní, která by nedokázala zlepšit naše poznání (Feyerabend, 2001, s. 50). S čím jiným porovnávat zavedené teorie, jak odhalovat jejich slabiny. Není zde záměrem obhajovat ortogenetické pojetí evoluce, ale spíše poukázat na jedinečnou vnímavost jejich zastánců k proměnlivosti forem organismů.

Zdůraznění role přírodního výběru je běžné pro většinu prací o variabilitě květů rostlin. Při jejich čtení se těžko bráníme pocitu, že se z biologa stal detektiv, který má za úkol odhalit všemožné selekční tlaky působící na jejich vzhled. I v pracích které zastávají tzv. více holistický pohled, např. Galen (1999), nacházíme jako zdůvodnění rozmanitosti květů pouze větší množství (často protichůdných) selekčních tlaků. Jako příklad uveďme opylovače, herbivory a různé abiotické faktory. Variabilita je zde zřejmě jen proto, abychom ji mohli vyložit pomocí přírodního výběru. Stane-li se, že znak neodpovídá zjištěnému směru selekce, organismy se jen dosud nestačily optimálně adaptovat nebo jsme přehlédli zatím neznámý selekční tlak (Zhao et Wang, 2015). Jaký má smysl podobné studie znovu a znovu opakovat není snadné nahlédnout. Jistěže dnes nikdo nebude upřímně tvrdit, že všechny znaky organismů jsou adaptivní; dosud však je cílem mnoha studií prokázat, i za cenu krkolomnosti vysvětlení, že zkoumaný znak účelný je a vznikl působením selekčního tlaku. Snad zajímavější otázkou by nakonec bylo, proč lidé tak rádi hledají užitečnost v přírodě. Tento panglossiánský přístup (Gould et Lewontin, 1979) byl často podroben značné kritice. Meyen (1973) upozorňuje, že k pochopení formy organismů, nestačí poznat jejich původ, funkce a prostředí, které na ně působilo a působí, ale i jejich systémovou povahu (např. strukturální zákony). Zdá se, že varování nepadla na příliš úrodnou půdu. Vysvětlení s pomocí pouhých selekčních tlaků se jeví sice jako nejjednodušší a proto snad nejpoužívanější, ale z tohoto hlediska i jako nedostatečné.

1.1 Variabilita ultrafialových kreseb

Krytosemenné rostliny jako z naprosté většiny sesilní živé bytosti vytrvávají po většinu svého života na jednom místě. Jejich podoba je mimo jiné vyjádřením takového způsobu bytí a všeho, co s ním souvisí. S výjimkami potřebují ke svému životu světlo, které na ně dopadá s různou intenzitou v různých vlnových délkách elektromagnetického spektra. Jeho ultrafialová část, která nás zde zajímá, prochází skrze atmosféru pouze jako záření o délce 315 nm až 400 nm (UV-A) a záření o vlnové délce 280 nm až 315 nm (UV-B); pro záření o kratších vlnových délkách je atmosféra neprostupná (Solovchenko et Merzlyak, 2008). Ve spojitosti s ním pomyslíme obvykle jako první na jeho škodlivé účinky. Ať už přímo či zprostředkovaně je schopné ovlivňovat DNA v buňkách (Gill et al., 2015). Nikterak nás tedy nepřekvapí existence množství obranných prostředků proti jeho vlivu, kterými rostliny disponují (Rozema et al., 1997). Jejich zkušenost s ním je přeci jen rozsáhlá, 500 miliónů let, počítáme-li jen dobu od výstupu na souš. O jeho významnosti v jejich světě vypovídá spolu s kryptochromy a fototropiny vnímajícími i kratší vlnové délky světla spolu s UV-A také přítomnost receptoru UVR8 citlivého pouze na UV-B (Rizzini et al., 2011; Heijde et Ulm, 2012; Jenkins, 2014). Tento receptor má mimo jiné funkci v aklimaci na ultrafialové světlo (UV). Byli bychom však špatní znalci živého, kdybychom měli možnosti rostlin za vyčerpané například pouhým hromaděním čím dál složitějších, obranných, ultrafialové světlo pohlcujících sloučenin. Prostor možností, který si rostliny v ultrafialové oblasti otevřely a prozkoumaly, do kterého vrostly, je mnohem rozsáhlejší. UV totiž dokáže použít k porozumění s jinými živými bytostmi, které jsou jej schopné vnímat (Silberglied, 1979; Tové, 1995). Projevuje se toto příslovečné hraní si s ohněm, tato podvojnost na vzhledu samotných rostlin?

Zachytíme-li jejich vzhled v UV, zjistíme v mnoha případech, že jednotlivé části rostlin se od sebe liší ve schopnosti interakce s ním, což vede ke vzniku různých povrchových patrností na jejich těle označovaných jako vzory, kresby, zbarvení, signatury, ornamenty. Většinou zvýrazňují květ či jeho část vůči pozadí vegetativního těla rostliny. Typů ultrafialových kreseb spolu s jejich přechodnými formami bylo popsáno již značné množství, občas se snahou je nějakým způsobem roztřídit (Lutz, 1924; Daumer, 1958; Kugler, 1963, 1966). Některé z nich jsou sdílené napříč systémem rostlin, jiné jsou vlastní jen třeba několika druhům v rámci rodu. Příkladným zbarvením, které se vyskytuje alespoň v 36 čeledích krytosemenných rostlin (Koski et Ashman, 2015a), je vzor s vtipem nazvaný *volské oko*.³

³Z anglického výrazu „bull’s-eye“ běžně používaného v literatuře. Německy psaná literatura užívá termínu „Grundmal“.

Jak si můžeme všimnout na obrázku 2, je tento vzor vytvářen kontrastem mezi vnější, více UV odrážející oblastí koruny květu a oblastí vnitřní, více UV pohlcující.⁴ Je to vzor, kterému bylo dosud věnováno nejvíce pozornosti a obvykle je tím, co si představíme pod pojmem ultrafialová zbarvení rostlin. A právě jím se naše zkoumání budou zabírat.

V rámci typů samozřejmě nalezneme mnoho variací a to nejen mezi rody či druhy rostlin, ale také uvnitř daného druhu. Tato vnitrodruhová variabilita kupodivu nebyla s výjimkou posledních let nikdy příliš studována (Yoshioka et al., 2005; Koski et Ashman, 2013; Horth et al., 2014; Peterson et al., 2015; Koski et Ashman, 2015a,b). Předposlední jmenovaná práce byla pro námi zpracovávané téma obzvláště důležitá: Poukázala totiž na patrnost ve variabilitě ultrafialového zbarvení květů mochny husí (*Argentina anserina*) připomínající Glogerovo pravidlo.

1.1.1 Glogerovo pravidlo a vzhled rostlin

V původním znění Rensch (1929, s. 160) Glogerovo pravidlo definuje tímto způsobem: „Úroveň melanizace se u teplotekrevných (možná všech) živočichů zvyšuje s rostoucí teplotou a vlhkostí.“ Dále jej rozvádí: „Množství feomelaninu se v suchém a horkém prostředí zvyšuje, zatímco množství eumelaninu klesá. Velmi studené prostředí omezuje nejprve tvorbu feomelaninu, poté i eumelaninu, a nakonec vede k bílému polárnímu zbarvení.“⁵

Pravidlo je tedy o něco složitější, než se obvykle chápe a než jak se ve většině vědeckých prací objevuje (Delhey, 2019). Kromě vlivu vlhkosti a teploty se zde objevují další faktory jako je intenzita slunečního záření, charakter vegetace, nadmořská výška, zeměpisná šířka. Navíc se používá i pro zbarvení, která s feomelaninem a eumelaninem mají pramálo společného. Za Glogerovo pravidlo se jak vidíme vydává větší množství pravidel popisujících patrnosti ve zbarvení organismálních povrchů v závislosti na některém z více či méně mezi sebou provázaných, výše zmíněných faktorů. Otázkou zůstává, zda na původní definici nadále trvat nebo Glogerovo pravidlo vhodně zobecnit. Je možné, že zde vyvstávají značně podobné jevy u rozličných skupin organismů, které by si zasloužily srovnání. Ne rozměňování do užších samostatných kategorií, ale snahu o sjednocení.

Případů „Glogerova pravidla“ v rostlinné říši nalezneme v literatuře více. Kromě zmíněné práce (Koski et Ashman, 2013) o ultrafialovém zbarvení mochny husí, v níž autoři popisují květy s větší UV pohlcující plochou (tedy celkově tmavší) v nižších zeměpisných šířkách, existuje i další práce od týchž autorů věnující se obdobné patrnosti v ultrafialových kresbách tribu *Potentillae* (Koski et Ashman, 2016).

⁴UV odrážející oblast také část ultrafialového světla pohlcuje a UV pohlcující část odráží. Jedná se vždy o pojmy relativní.

⁵Bernhard Rensch ho pojmenoval na počest C. W. L. Glogera, který spolu s dalšími popsal podobné patrnosti ve zbarvení živočichů. Samotný Gloger (1833) popisuje větší pigmentaci ptačího peří blíže k rovníku, tedy s klesající zeměpisnou šířkou. Kromě toho si také všimá, že ptáci obývající pouštní oblasti bývají světlejší.



Obrázek 1: Devaterník velkokvětý (*Helianthemum grandiflorum*) ve viditelném světle.



Obrázek 2: Devaterník velkokvětý (*Helianthemum grandiflorum*) v ultrafialovém světle.

Pěkným příkladem v pro člověka viditelné části spektra může být popisovaná změna ve frekvenci modré a červené varianty květů drchničky rolní (*Anagallis arvensis*) (Arista et al., 2013). Modré květy se častěji objevují v nižších zeměpisných šířkách, se zvyšující se teplotou, rostoucí dobou osvitů a s klesajícími dešťovými srážkami. Lev-Yadun (2015) ve svém krátkém přehledu nabízí kromě dalších případů i některé výjimky, které by bylo možné označit za ukázky Bogertova pravidla.

1.1.2 Bogertovo pravidlo

Bogertovo pravidlo říká, že v oblastech s nižší teplotou se budou vyskytovat ektotermní živočichové s tmavším zbarvením (Bogert, 1949). Oproti Glogerově pravidlu zde nalezneme i nabízené odůvodnění, dnes známé jako termální melanismus. Tato hypotéza přisuzuje tmavým zbarvením výhodu v chladnějších oblastech díky většímu zahřívání slunečním zářením. Jednou z botanických studií, které naznačují platnost tohoto pravidla (ačkoli se o něm nezmiňuje), je práce popisující větší tmavé skvrny na listech druhu *Collinsia parviflora* a *Mimulus guttatus* rostoucích na chladnějších a exponovaných stanovištích (Ganders et al., 1980). O jeho platnosti pro zcela odlišné skupiny organismů nás přesvědčuje práce popisující stejnou patrnost i ve zbarvení hub rostoucích v Evropě (Krah et al., 2019).

Uvažujeme-li však o ultrafialovém záření a zbarvení, objevuje se problém. Přestože fotony o frekvencích ultrafialového záření nesou více energie, ve srovnání s velkým množstvím viditelného a infračerveného světla je jejich účinek na ohřívání malý. Nicméně Pecháček et al. (2014) ukazují ve studii o ultrafialovém zbarvení druhu žlutáčka řešetlákového, že velikost UV odražející plochy je menší na chladnějších (a sušších) stanovištích ve vyšších zeměpisných šířkách. Toto by předpovědi Bogertova pravidla odpovídalo.

1.1.3 Vliv abiotických faktorů

Shrňme si nyní jednotlivé faktory, o kterých se ve vědeckém kánonu ve spojitosti s ultrafialovými kresbami uvažuje. Intenzita dopadajícího UV je nejčastěji předpokládaným faktorem ovlivňujícím ultrafialové kresby rostlin. V hypotéze volského oka jako ochrany před jeho škodlivými účinky na pyl Koski et Ashman (2015a) předpokládají, že u květů s alespoň přibližně miskovitým tvarem se se zvětšující se relativní velikostí UV pohlcující plochy snižuje množství odražených ultrafialových paprsků směrem k tyčinkám s pylem, a tak se může s konkrétním provedením ultrafialového vzoru měnit světelné mikroprostředí květu. V souladu s hypotézou popisují změnu průměrné hodnoty relativní velikosti UV pohlcující oblasti vůči celkové ploše květu u mochny husí v závislosti na intenzitě UV-B. Takový způsob ochrany by byl jedním z dalších mechanismů, kterým se rostliny vyrovnávají s ultrafialovým zářením. Samotný vliv UV na pyl však může být zřejmě různý dle konkrétního druhu rostliny. Zvýšená úroveň UV vedla v experimentech jak ke snížení klí-

čivosti pylu a růstu pylové láčky, tak ale i ke zvýšení (Torabinejad et al., 1998; Wang et al., 2006; Zhang et al., 2014). Vlivem UV na vlastnosti listů s možnou ochrannou funkcí se zabývali Filella et Peñuelas (1999). Přehledový článek o vlivu UV na rostliny, způsobech ochrany před ním a jejich evoluci zpracovali Rozema et al. (1997).

Nemůžeme však zavrhnout ani myšlenku ultrafialového záření zachycovaného UV pohlcující plochou květu, které by vedlo k určitému zvýšení teploty, jež by například mohlo ovlivňovat délku kvetení (Mu et al., 2010) či přitahovat pozornost opylovačů (Whitney et al., 2008).

Ultrafialové záření by ale mohlo ovlivňovat variabilitu i zvyšováním frekvence mutací (Ohsawa et Ide, 2008). Podobný názor se v minulosti často objevoval v souvislosti s popisovanou vyšší mírou variability nebo endemismu v horských oblastech. Například Weevers (1952) ve svém článku referuje o názoru N. I. Vavilova, že intenzivnější záření ve vyšších nadmořských výškách podporuje mutabilitu rostlin.⁶ Dále, John C. Willis (1940, s. 26, 62, 63, 115, 201) uvádí vliv záření (a také izolace) jako možný důvod častého výskytu endemitů na vrcholcích hor. Ultrafialové záření by tak mělo i jinou roli než pouze v přírodním výběru, jak se faktorům prostředí převážně připisuje; z mnoha studií např. (Gaggiotti et al., 2009).

Dalším uvažovaným abiotickým faktorem je teplota (Koski et Ashman, 2016), která v této studii byla signifikantním prediktorem nastavení ultrafialového vzoru mezi druhy tribu *Potentillae*. V oblastech s nižší průměrnou teplotou se vyskytovaly květy s rozsáhlejší UV pohlcující plochou. Signifikantním prediktorem zde ale byla i intenzita UV-B; obojí související s nadmořskou výškou. Možným vysvětlením vlivu teploty na provedení ultrafialových kreseb je spojitost produkce flavonoidů (což jsou mimo jiné UV pohlcující pigmenty mnoha rostlin (Samanta et al., 2011)) s teplotním stresem (Rivero et al., 2001; Crifò et al., 2011; Petrusa et al., 2013). Toto platí nejspíše nejen pro teploty nízké, ale i vysoké (Coberly et Rausher, 2003). Flavonoidní sloučeniny rostliny vytvářely dozajista i před tím, než byly koptovány například pro vzorování květů a usnadnění jejich nalezení opylovači. Zde se může projevovat jejich původnější funkce vyrovnávání se s teplotním stresem a jejich zvýšené množství v květních lístcích by tedy mohlo být nezáměrným vedlejším efektem.

Vliv množství dešťových srážek se zde ukázal menší a nebyl signifikantní (Koski et Ashman, 2016). Toto je zajímavé, uvažíme-li, že převaha prací ukazuje změnu zbarvení živočichů podle Glogerova pravidla právě na gradientu vlhkosti prostředí (Delhey, 2019).

⁶Nepodařilo se dohledat, na co přesně odkazuje. Citace v textu chybí. Myšlenka je však v souladu s teorií center původu kulturních rostlin s velkou fenotypovou variabilitou; tato centra Vavilov umísťuje do horských oblastí (Vavilov, 1951).

1.1.4 Vliv biotických faktorů

Specificita vnímání a preferencí opylovačů je celkově nejčastěji zmiňovaným faktorem s předpokládaným vlivem na květy rostlin. Myšlenka významu ultrafialových kreseb v roli lákadel pro opylovače je stejně stará jako tušení, že by něco jako ultrafialové kresby mohlo existovat. Autorem obého byl německý botanik a polinační ekolog Paul Knuth (Knuth, 1891a,b). V první práci z roku 1891 se zabývá otázkou, proč hmyz hojně navštěvuje zdánlivě nenápadné květy některých rostlin. V závěru předkládá svou odpověď: „A tak jako vysvětlení zůstává pouze existence ultrafialových paprsků, a velké množství hmyzu, které květy druhu *Sicyos* navštěvuje, lze objasnit ultrafialovou barvou korunních lístků.“⁷ Od té doby se poznání vztahů mezi opylovači a ultrafialovými kresbami zabývalo mnoho autorů, čemuž jsem se věnoval ve své bakalářské práci ⁸.

Mohou opylovači dávat přednost některým variantám volského oka? Tato otázka byla řešena na druhu *Rudbeckia hirta* a *Rudbeckia fulgida* (spolu s tvrzením, že stejného výsledku bylo dosaženo i s nepublikovanými daty druhu *Ranunculus bulbosus*) (Horth et al., 2014). V experimentu s upravovanými vzory bylo zjištěno, že opylovači vyhledávají květy s větším poměrem UV pohlcující plochy. Překvapivé je, že preference byla nejsilnější pro květy se zvětšenou UV pohlcující plochou až na 90% (větší testována nebyla). V přirozeně rostoucích populacích se takové květy nevyskytovaly; změřené UV pohlcující plochy byly v rozmezí 26% až 64%, s průměrnou hodnotou 44%. Jiná studie (Koski et Ashman, 2015b) sledovala na květech mochny husí, jestli se chování opylovačů mění v závislosti na nadmořské výšce s proměnou skladby opylovačů. Jak ve vyšší nadmořské výšce (více než 3000 m n. m.), tak i v nižší (více než 2000 m n. m.) vyhledávali opylovači častěji květy s větším poměrem UV pohlcující plochy. Nicméně pouze ve vyšších polohách skutečně na květy častěji dosedávali. Jedním z uváděných vysvětlení je, že opylovači dávají přednost květům, na které jsou v dané oblasti zvyklí. Tento závěr by potvrzovala také práce o variabilitě druhu *Mimulus guttatus* (Peterson et al., 2015), v níž autoři popisují, že opylovači dávají přednost květům s ultrafialovou kresbou běžnou v dané oblasti a vybírají tak proti kresbě přednostně se vyskytující v jiných oblastech.

Vliv herbivorů je dalším představitelným faktorem, který však do souvislosti s variabilitou kreseb dáván nebyl. Je známo, že pigmenty podílející se na ultrafialovém zbarvení mohou být jedovaté (Gronquist et al., 2001), a tak dle svého výskytu chránit větší či menší část rostliny. Hypoteticky je možné, že v některých případech by mohla samotná kresba volského oka mít význam varování, avšak na jedovatosti se nepodílet.

⁷So bleibt zur Erklärung ... nur die Annahme ultravioletter Strahlen übrig, und die grosse Zahl der die Blüten von *Sicyos* besuchenden Insekten würde durch die ultraviolette Farbe der Blumenkrone erklärt werden (Knuth, 1891a).

⁸*Ultrafialové kresby rostlin a jejich význam pro opylovače*. Katedra filosofie a dějin přírodních věd. Přírodovědecká fakulta UK. 2017.

Kupříkladu sob polární je schopen vnímat UV (Hogg et al., 2011) a v jeho areálu výskytu se běžně může setkávat např. s blatouchem bahenním (*Caltha palustris*), rostlinou jedovatou a mající nápadnou kresbu volského oka. Výrazné ultrafialové vzory by také mohly narušovat maskovací zbarvení hmyzích herbivorů (Lev-Yadun, 2016, s. 20), zvláště pak florivorů, a tím je vystavit většímu riziku predace v případě, že jejich predátor skutečně vnímá UV.

1.2 Květy, oči, skvrny

Jestliže byl název volské oko jako překlad anglického „bull’s eye“ označen za vtipný, bylo to spíše ve významu bystrý či důvtipný než zábavný. Připodobňování květů rostlin k očím není ničím vzácným; v Shakespearově dramatu Cymbelín se o květech blatouchu bahenního dočítáme: „And winking Mary-buds begin / To ope their golden eyes“ (Shakespeare, 1901, 2.3.24-25). Podíváme-li se opět na obrázek 2 s ultrafialovou fotografií devaterníku velkokvětého, uvědomíme si, že tato kresba umocňuje svou soustředností dojem podobnosti očím a je možné ji předkládat jako případ oční skvrny. Znovu nahlížíme na obecný jev, kdy se oční skvrny jakoby rozutekly na všemožné povrchy organismů, s motýlími křídly jako dozajista nejznámějším příkladem. Aviezer et Lev-Yadun (2015) takové skvrny ve značně primitivní formě nacházejí i na luscích rodu *Pisum*. Není tolik důležité jestli mají skutečně připomínat oči nebo ne (Stevens et Ruxton, 2014), ale že tato oční skvrnitost působí, je nápadná a že je jako symbol povšechně srozumitelná. Uvažme, že stejně dobře můžeme použít místo slova nápadné slovo okaté. Nelze poctivě namítnout, že to „pouze“ tak vypadá, zde totiž není nic důležitějšího než ono vypadání, není zde místo pro pouze.

Oční metafora nás zavádí dále a je nám schopna přiblížit i dříve zmíněný vztah abiotických a biotických faktorů ve spojitosti s kresbou volského oka. Zužování a rozšiřování zornic lidského oka je ovlivněno na jedné straně pupilárním reflexem, který chrání sítnici před nadměrnou intenzitou přicházejícího světla (Stamper et al., 2002), na straně druhé je spojeno s funkcí komunikační (Hess, 1975; Kret, 2018), vyjadřuje například okamžité rozpoložení. Není tak náhodou, že atropin s účinkem rozšiřování zornic je obsažen v rulíku zlomocném, odborně nazvaném *Atropa bella-donna*. Vidíme, jak je obranný automatismus využit, modulován, jemnějším, komunikačním nastavením.

2 Cíle práce

V úvodní stati jsme si mohli povšimnout, že studiu vnitrodruhové variability ultrafialových kreseb květů se věnovalo jen několik málo prací. Z nich pouze pár ji dává do souvislosti s at už geografickými či klimatickými proměnnými. V takové situaci je obtížné posoudit, jak významný může tento jev být. Hlavní příčinu lze hledat ve zcela převažujícím přístupu, jenž se soustředil na selekci ze strany opylovačů, která má s to vysvětlit vzhled květů. Již malé děti jsou přece přesvědčovány, že květy rostlin jsou barevné, aby se líbily včelám. Má-li ale biologie vydat co možná nejpravdivější výpověď o světě živého, je nutné jít hlouběji a nespokojit se s různými klišé, které tak často a doufejme mimoděk vytváří. Zbylé práce se pak věnují lépe přístupnějším jevům, než je zbarvení, které není možné lidským zrakem vidět a o němž je dat poskrovnu. Pro tuto práci bylo zapotřebí takového druhu rostliny, který má dobře ohraničenou ultrafialovou kresbu květu a jehož areál rozšíření je dostatečně široký. Volba padla na dříve zmíněný blatouch bahenní. Již letmý pohled na první pořízené ultrafialové fotografie prozradil, že je jeho kresba velice proměnlivá.

Hlavním cílem práce je popsat tuto kvantitativní variabilitu v ultrafialové kresbě volského oka, pokusit se v ní nalézt potenciální patrnosti v závislosti na geografických (zeměpisná šířka, nadmořská výška) a klimatických (např. intenzita slunečního svitu, průměrná teplota) proměnných, výsledky porovnat s podobnými pracemi a analyzovat význam těchto zjištění. V návaznosti na výše zmíněné je možné stanovit následující hypotézy:

1) Velikost UV pohlcující plochy se bude zvětšovat s klesající zeměpisnou šířkou.

Květy s větším podílem tmavší plochy tak budou blíže rovníku; to jest na způsob původních pozorování Glogera o ptačím zbarvení.

2) Velikost UV pohlcující plochy se bude měnit spolu s gradientem klimatických proměnných. Očekávaným signifikantním prediktorem je intenzita UV-B; čím větší intenzita na daném stanovišti, tím větší UV pohlcující plocha bude.

V hypotéze o ochranné funkci volského oka před účinky ultrafialového záření (Koski et Ashman, 2015a) se při bližším pohledu nachází určitá zvláštnost. Použitím poměrné velikosti dávají autoři do souvislosti množství odraženého záření ke středu květu (které zvýší množství záření dopadající např. na prašníky oproti situaci, ve které by se květní lístky nevyskytovaly) a relativní velikost UV odrážející plochy. Představíme-li si ale velký květ s menším poměrem UV odrážející plochy a malý květ s velkým poměrem, docházíme ke zjištění, že množství odraženého záření může být u prvního větší díky větší absolutní velikosti UV odrážející plochy. Z hlediska této hypotézy může být použití relativní velikosti

zavádějící. Proto stejnou patrnost ověříme i s velikostí absolutní.

3) Izotermalita bude mít větší vliv na velikost UV pohlcující plochy než průměrná roční teplota.

Jestliže je větší množství UV pohlcujících pigmentů výsledkem zvýšené aktivity flavonoidy produkující metabolické dráhy, která pomáhá vyrovnat se s teplotním stresem, měla by se velikost UV pohlcující plochy měnit spíše s proměnnou popisující teplotní výkyvy prostředí a tím jeho určitou extrémnost, než s pouhou roční průměrnou teplotou.

4) Úhrn vodních srážek nebude mít vliv na provedení ultrafialové kresby.

Vzhledem k povaze domova blatouchu bahenního, kdy nejčastěji roste blízko u vody či přímo v ní, by vodní srážky neměly mít na rostlinu podstatný vliv.

3 Materiál a metody

3.1 Modelový druh - blatouch bahenní

Blatouch bahenní, *Caltha palustris*, z čeledi *Ranunculaceae* je nejrozšířenějším zástupcem svého rodu a zároveň jediný zástupce rostoucí v Evropě. Jeho rozšíření je cirkumboreální; obývá vlhká až mokrá stanoviště nížin i hor Severní Ameriky, Asie a Evropy, kde směrem na jih vyznívá (Chrtek et al., 1988). Je charakteristický velkou morfologickou a cytologickou variabilitou, zahrnující polyploidie, aneuploidie a hybridizace (Smit, 1967, 1968; Woodell et Kootin-Sanwu, 1971; Smit, 1973; Kumar et Singhal, 2008; Blagojević et al., 2013). Jak lze vidět na obrázku 4, jeho květy vykazují zřetelnou ultrafialovou kresbu typu volského oka.

3.2 Získávání vzorků

Všechny fotografie květů, které jsme osobně zhotovili (284 z 289), byly pořízeny v dubnu až červenci 2018 (41 květů z 9 stanovišť) a v březnu až červnu 2019 (243 květů z 21 stanovišť). Všechny květy byly fotografovány přímo na daných stanovištích, na nichž jsme vždy náhodně vybrali pokud možno 10 květů (v roce 2018 byl zpravidla vybírán poloviční počet), každý z různého jedince. Jednotlivé květy byly po utržení bezodkladně postaveny do stojanu s vyznačeným měřítkem a vyfotografovány. Polohu stanoviště jsme zaznamenali v zeměpisných souřadnicích pomocí přístroje Garmin GPSMAP 64s PRO, z něhož jsme také orientačně odečetli nadmořskou výšku. Samotné stanoviště jsme jednoduše popsali co se týče intenzity procházejícího světla skrze okolní vegetaci na přímo vystavené slunci a zastíněné.

Zbylé fotografie (5 květů ze 2 stanovišť) jsme získali přes internet od jiných fotografů a použili s jejich svolením. Jejich značnou nevýhodou je, že jsou vyfoceny bez měřítka a na ne zcela přesně určeném stanovišti. Není možné na nich změřit pro naše potřeby více než relativní velikosti.

3.3 Technika fotografování, úprava fotografií, analýza

Technika ultrafialové digitální fotografie závisí ve svém základě na požadavku zajistit dopadnutí dostatečného množství ultrafialového světla na snímací čip fotoaparátu, který je na něj citlivý⁹. V cestě mezi fotografovaným objektem a snímacím čipem fotoaparátu stojí ultrafialovému světlu dvě překážky: objektiv a vnitřní filtr fotoaparátu. Většina objektivů ultrafialové světlo propouští pouze omezeně nebo vůbec. Obecně platí, že čím opticky složitější, tím je propustnost menší. Běžné křemenné sklo objektivů UV pohlcuje, navíc

⁹Ačkoli to zní jednoduše, opak je pravdou. Fotoaparáty a jejich příslušenství byly již od svých začátků konstruovány právě tak, aby takovému jevu kvůli kvalitě fotografií zabránily.



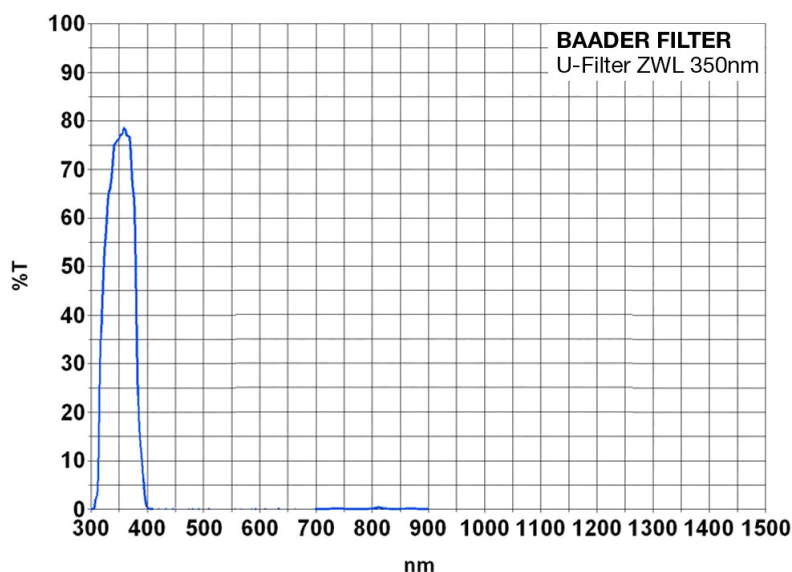
Obrázek 3: Blatouch bahenní (*Caltha palustris*) ve viditelném světle.



Obrázek 4: Blatouch bahenní (*Caltha palustris*) v ultrafialovém světle.

bývá také potaženo UV odrážející vrstvou. Řešením může být kromě specializovaných objektivů použití opticky jednoduchých, starších objektivů bez odrážející vrstvy. Zvláště dobré bývají zvětšovací objektivы používané v temné komoře. Skrze vnitřní filtr (internal cut filter) projde v závislosti na jeho charakteristice propustnosti světla více či méně (až žádné) ultrafialové světlo. Nicméně je možné ho vyměnit za jiný, který se pro naše účely hodí více.

Veškeré fotografie pro tuto práci byly pořízeny digitálním fotoaparátem Nikon D40 s původním vnitřním filtrem, který je dostatečně prostupný pro ultrafialové světlo od 340 do 400 nm, jak ukazuje jeho charakteristika propustnosti (FilterTransmission). Jako objektiv byl použit Optomax 35 mm f/3.5 pro fotografie celých rostlin a Nikon El-Nikkor 75 mm f/4 pro fotografie jednotlivých květů. K odstínění viditelného a infračerveného světla byl využit filtr Baader U - Filter 2", jehož charakteristiku propustnosti světla můžeme vidět na obrázku 5. Přirozený sluneční svit se ukázal jako dostatečný pro UV fotografování rostlin přímo na jejich stanovišti. V závislosti na okamžitých světelných podmínkách byla doba expozice od jedné do tří sekund. Fotografie byly pořízeny ve formátu NEF pro následnou možnost bezztrátové úpravy.



Obrázek 5: Propustnost světla podle vlnové délky skrze filtr Baader U-Filter 2". Převzato z dokumentace k produktu.

Všechny fotografie byly nejprve vyvolány z formátu NEF pomocí programu GIMP 2.8.16 (The GIMP Development Team, 2015) za použití zásuvného modulu UFRaw (Fuchs, 2015). Pro snazší analýzu bylo u některých fotografií nutné provést kompenzaci expozice, všechny následně prošly manuálním bílým vyvážením oproti bílému standardu Ocean Optics WS-1, Diffuser Reflectance STD. Žádná z těchto úprav nepozměnila vlastnosti ultrafialové kresby. Nakonec byly fotografie uloženy ve formátu PNG.

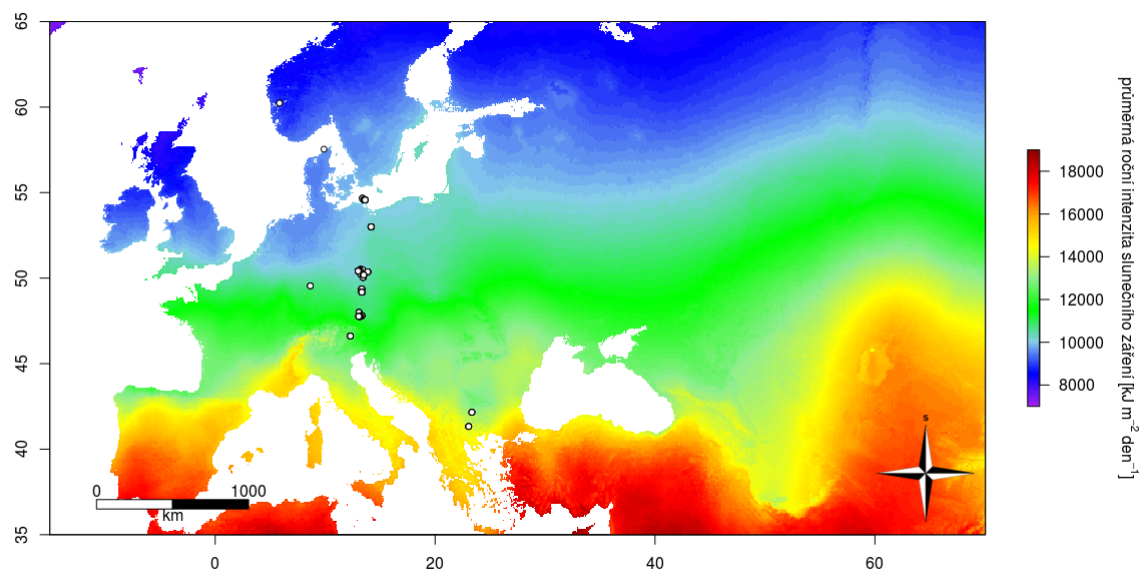
Analýza fotografií byla provedena v programu ImageJ 1.52a (Schneider et al., 2012). U každého květu byla změřena vzdálenost mezi vrcholem každého květního lístku a středem květu, obsah UV odrážející plochy (S_{uvr}) a obsah UV pohlcující plochy (S_{uva}). Z těchto hodnot byla vypočtena průměrná délka květního lístku (d_o), celkový obsah plochy květu ($S_k = S_{uvr} + S_{uva}$) a poměr mezi UV pohlcující plochou a celkovým obsahem plochy květu ($uvp = \frac{S_{uva}}{S_k}$).



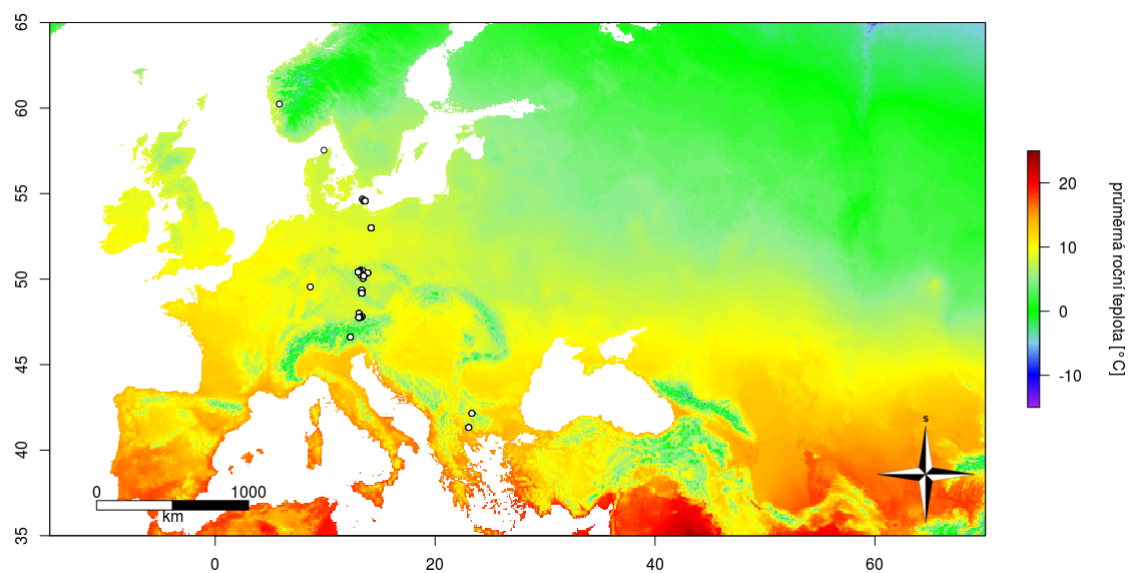
Obrázek 6: Měřené znaky květů: Vlevo délka květního lístku červeně, vpravo obsah UV pohlcující plochy tmavě modře a obsah UV odrážející plochy světle modře.

3.4 Geografické a klimatické proměnné

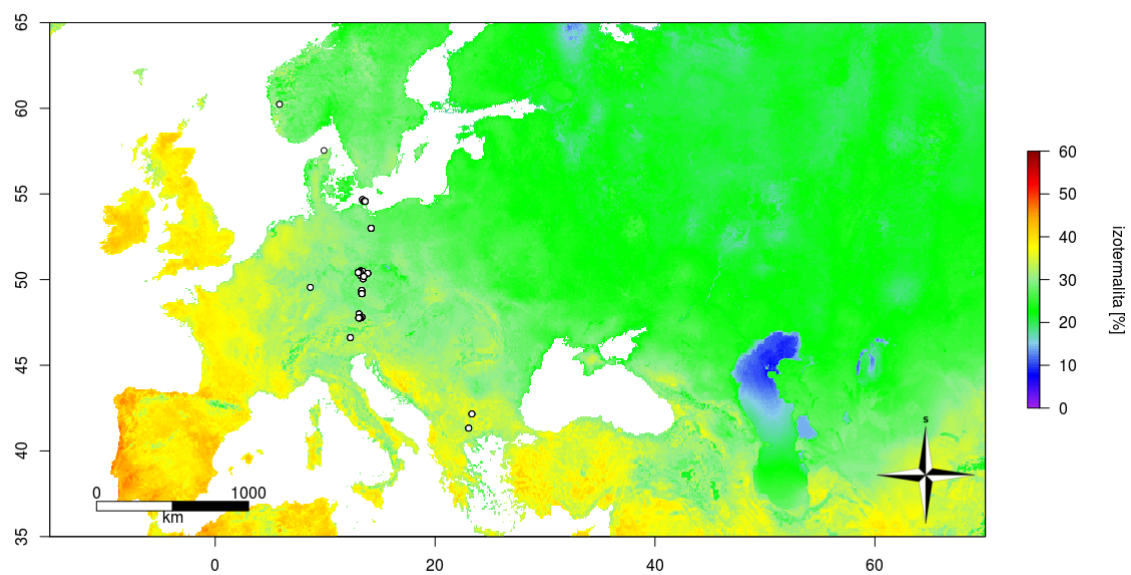
Na základě známých zeměpisných souřadnic jsme pomocí programu R verze 3.6.0 (R Core Team, 2019) a balíku raster (Hijmans, 2019) extrahovali data týkající se slunečního záření, teploty a srážek z databáze WorldClim verze 2 s rozlišením 2,5' (Fick et Hijmans, 2017). Tato databáze obsahuje interpolovaná data z měření 9 000 až 60 000 meteorologických stanic v letech 1970 až 2000. Získali jsme následující proměnné: průměrná roční intenzita slunečního záření ($I_{sl} [kJ \cdot m^{-2} \cdot den^{-1}]$), průměrná roční teplota ($t_p [^{\circ}C]$), teplotní sezonalita ($t_{sez} [^{\circ}C \cdot 100]$, směrodatná odchylka $\cdot 100$), roční rozptyl teplot ($t_{roz} [^{\circ}C]$), izotermalita (izo, $\frac{\text{průměrný denní rozptyl teplot}}{\text{roční rozptyl teplot}} \cdot 100$, [%]), průměrný roční úhrn srážek ($s_p [mm]$) a sezonalita srážek ($s_{sez} [%]$, koeficient variace). Stejného postupu jsme použili i pro data UV-B z databáze glUV (Beckmann et al., 2014) s rozlišením 15': průměrná roční intenzita UV-B ($uvb1 [J \cdot m^{-2} \cdot den^{-1}]$) a suma průměrných měsíčních intenzit UV-B za nejintenzivnější čtvrtinu roku ($uvb5 [J \cdot m^{-2} \cdot den^{-1}]$). Taktéž pro data nadmořské výšky [m n. m.] z databáze SRTM (NASA, 2013).



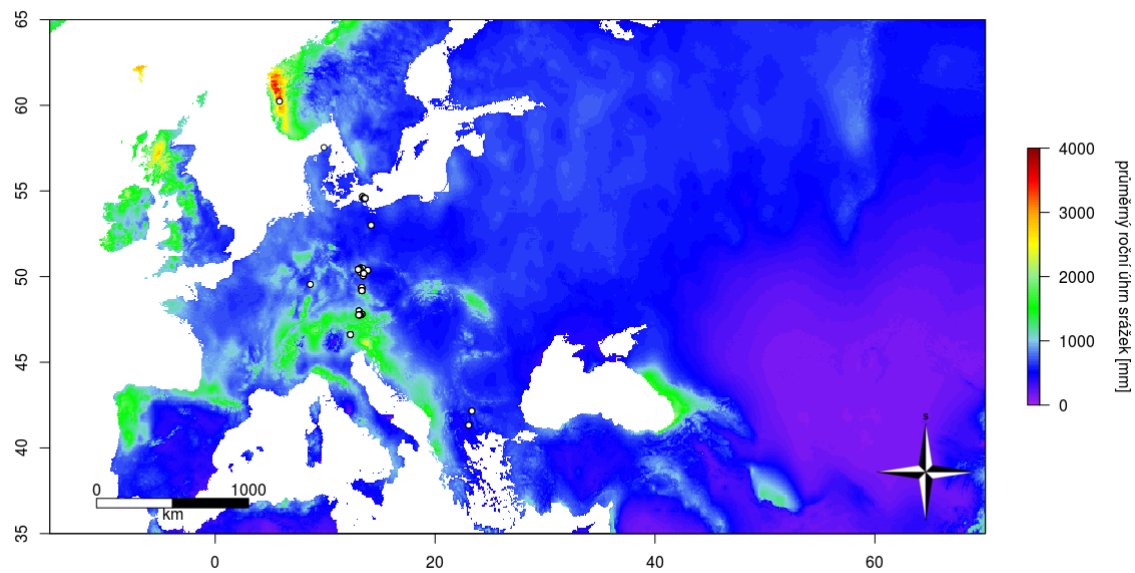
Obrázek 7: Mapa průměrné roční intenzity slunečního záření s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.



Obrázek 8: Mapa průměrné roční teploty s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.



Obrázek 9: Mapa izotermality s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.



Obrázek 10: Mapa průměrného ročního úhrnu srážek s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.

3.5 Statistické zpracování dat

Všechny změřené, odečtené a vypočtené proměnné byly uloženy do jediné tabulky formátu TXT určené pro zpracování v programu R (R Core Team, 2019), v němž byla provedena veškerá statistická vyhodnocení. Pro všechny kvantitativní proměnné byl určen aritmetický průměr (\bar{x}), směrodatná odchylka (σ), maximum a minimum.

3.5.1 Korelační analýza

Před tím, než bylo možné přistoupit k samotným korelacím, jsme prozkoumali rozložení hodnot proměnných pomocí histogramu, Q-Q grafu a Shapiro-Wilkova testu. U většiny proměnných se vyskytovaly odlehle hodnoty a také bylo u většiny možné zamítnout normální rozložení. V analýze jsme proto použili Kendallův korelační koeficient, který udává rozdíl mezi počtem všech možných konkordantních dvojic a dvojic diskordantních vydělený počtem všech dvojic. Výsledky byly upraveny Hochbergovou korekcí pro vícenásobné testy.

3.5.2 Lineární smíšené modely

Výhodou těchto modelů oproti klasickým lineárním regresním modelům je skutečnost, že umožňují popsat vícero zdrojů variability, které se v datech projevují. K tomu dochází například při práci se skupinovými daty, což je případ i našeho souboru, ve kterém máme více pozorování z určitého stanoviště, a proto se nejedná o nezávislá pozorování. Náš model může v maticovém zápisu vypadat takto:

$$Y = X\beta + ZU + \epsilon,$$

kde Y je vektor závislé proměnné; X je matice pro pevné efekty; β je vektor obsahující pevné regresní koeficienty; Z je matice pro náhodné efekty; U je vektor s náhodnými regresními koeficienty a ϵ je vektor s náhodnými odchylkami, které model nevysvětluje (Gałecki et Burzykowski, 2013).

Lineárního smíšeného modelu bylo použito pro odhad vztahu mezi závislými proměnnými popisujícími ultrafialové zbarvení květu a nezávislými geografickými či klimatickými proměnnými (tedy pevný efekt). Náhodným efektem byla stanoviště s jednotlivými pozorováními. Pro tuto statistiku byl použit balík lmerTest (Kuznetsova et al., 2017). Parametry modelů byly odhadovány pomocí reziduální metody maximální věrohodnosti (REML). Uvedené p hodnoty byly odhadnuty pomocí Satterthwaitovy aproximace, konfidenční intervaly byly odhadnuty profilovou věrohodností pomocí balíku lme4 (Bates et al., 2015).

4 Výsledky

Základní statistické údaje pro sledované znaky květů jsou uvedeny v tabulce 1. Zaokrouhleno na tři desetinná místa.

Tabulka 1: Základní popis sledovaných znaků květů.

	d_o [cm]	S_k [cm ²]	S_{uvr} [cm ²]	S_{uva} [cm ²]	uvp
\bar{x}	1,741	6,759	3,571	3,187	0,477
σ	0,292	2,314	1,588	1,266	0,118
min	1,104	2,391	0,737	0,863	0,180
max	2,845	17,977	12,757	10,005	0,787

d_o je průměrná délka květního lístku,

S_k obsah celkové plochy květu,

S_{uvr} obsah UV odrážející plochy květu,

S_{uva} obsah UV pohlcující plochy květu,

uvp poměrná část květu s UV pohlcujícími vlastnostmi.

Pro srovnání lze uvést údaje o uvp jiných druhů. Kultivary *Brassica rapa* s rozsahem hodnot 0,25 až 0,71 (Yoshioka et al., 2005); *Argentina anserina* s $\bar{x} = 0,45$, $\sigma = 0,06$ a rozsahem hodnot 0,44 až 0,73 (Koski et Ashman, 2013); *Argentina pacifica* s $\bar{x} = 0,80$, $\sigma = 0,11$ a rozsahem hodnot 0,34 až 0,99 (Koski et Ashman, 2013); *Rudbeckia hirta* s $\bar{x} = 0,44$ a rozsahem hodnot 0,26 až 0,64 (Horth et al., 2014).

V následujících tabulkách 2 a 3 je uveden stejný popis pro použité geografické a klimatické proměnné. Zaokrouhleno na jedno až tři desetinná místa dle konkrétní jednotky.

Tabulka 2: Základní popis geografických a klimatických proměnných, 1. část.

	z. šířka [°]	z. délka [°]	n. výška [m n. m.]	uvb1 [J · m ⁻² · den ⁻¹]	uvb5 [J · m ⁻² · den ⁻¹]	I _{sl} [kJ · m ⁻² · den ⁻¹]
\bar{x}	50,02	13,66	609,4	1765,5	9794,4	10524,630
σ	2,73	2,18	493,3	200,6	835,5	747,748
min	41,34	5,87	15	1050,7	6621,8	8882,833
max	60,23	23,35	2285	2576,4	13379,4	13749,080

uvb1 je průměrná roční intenzita UV-B,

uvb5 suma průměrných měsíčních intenzit UV-B za nejintenzivnější čtvrtinu roku,

I_{sl} průměrná roční intenzita slunečního záření.



Obrázek 11: Fotografie květů blatouchu bahenního v ultrafialovém světle seřazené dle uvp: 0,180; 0,258; 0,332; 0,403; 0,480; 0,556; 0,629; 0,719; 0,787.

Tabulka 3: Základní popis geografických a klimatických proměnných, 2. část.

	t_p [°C]	t_{sez} [°C·100]	t_{roz} [°C]	izo [%]	s_p [mm]	s_{sez}
\bar{x}	6,95	679,769	26,0	29,25	864,5	26,02
σ	1,66	39,985	2,5	2,30	285,7	5,69
min	1,75	554,767	20,1	22,62	507,0	13,34
max	10,00	735,035	29,5	35,12	2332,0	36,75

t_p je průměrná roční teplota,

t_{sez} sezonalita teploty (určená jako standardní odchylka · 100),

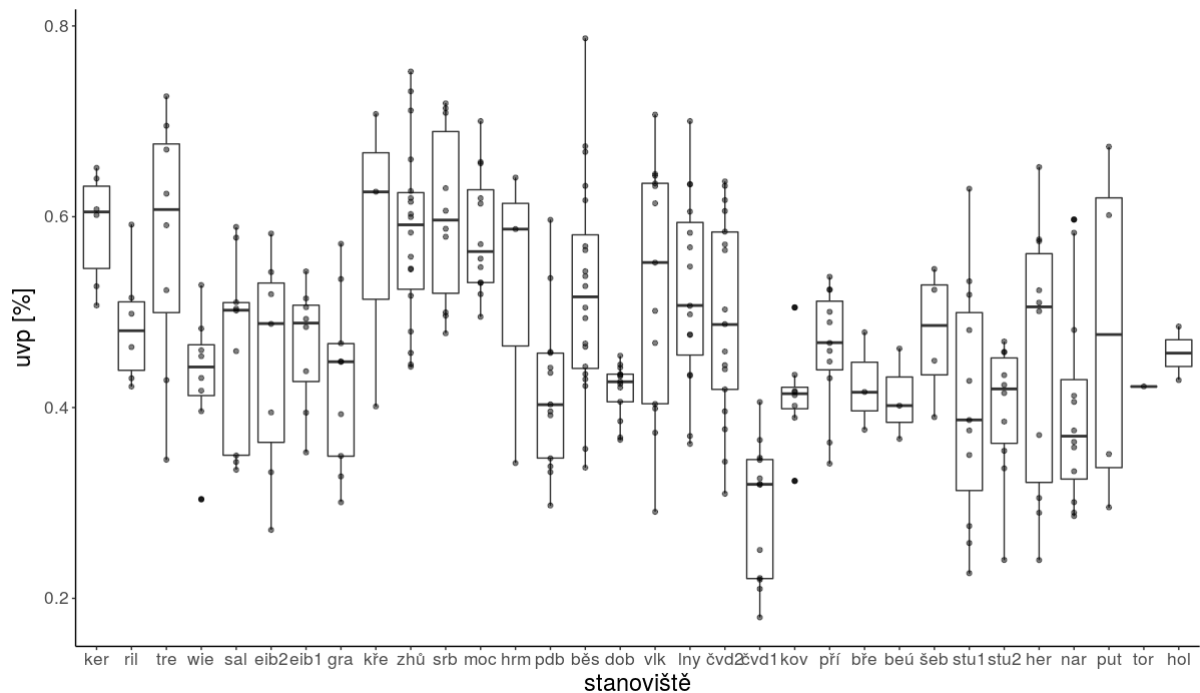
t_{roz} roční rozptyl teplot,

izo izotermalita,

s_p průměrný roční úhrn srážek,

s_{sez} sezonalita srážek (určená jako variační koeficient).

K přiblížení variability ultrafialové kresby v rámci jednotlivých stanovišť byl připraven krabicový diagram na obrázku 12. Stanoviště byla seřazena podle zeměpisné šířky od nejmenší k největší.



Obrázek 12: Krabicový diagram variability uvp na jednotlivých stanovištích.

4.1 Korelační analýza

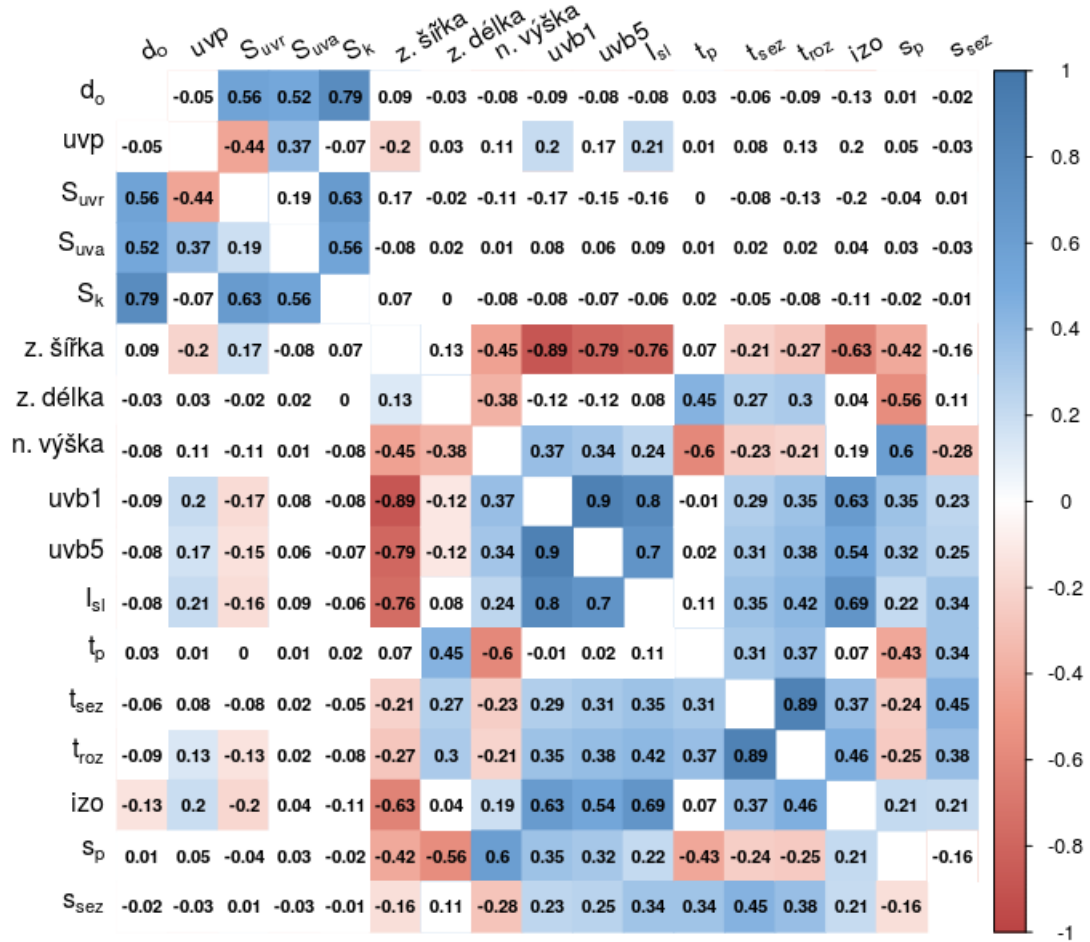
Výsledky s Kendallovými korelačními koeficienty (τ) jsou uvedeny v tabulce číslo 4. Nad diagonálou jsou hodnoty s Hochbergovou korekcí pro vícečetné testy, pod diagonálou hodnoty bez korekce. Signifikantní výsledky jsou barevně zvýrazněny. Hladina významnosti byla stanovena na $\alpha = 0,05$. Počet pozorování je pro korelace s proměnnými d_o , S_{uvr} , S_{uva} a S_k $N = 284$, pro všechny ostatní je $N = 289$.

Z velkého množství korelací zde zmíníme pouze vybrané, předpokládané jako důležité. Nejdříve se podívejme na korelace poměrné velikosti ultrafialové kresby uvp. Po korekci zůstala signifikantní korelace mezi uvp a zeměpisnou šířkou ($\tau = -0,2047; p = 0,0352$), uvp a uvb1 ($\tau = 0,2032; p = 0,0383$) a mezi uvp a I_{sl} ($\tau = 0,2075; p = 0,0295$). Korelace mezi uvp a izotermalitou skončila po korekci nesignifikantní ($\tau = 0,1967; p = 0,0572$), bez korekce byla $p = 0,0008$.

Dále je na první pohled patrné, že geografické a klimatické proměnné jsou mezi sebou značně korelované. Korelace zeměpisné šířky a nadmořské výšky je signifikantní ($\tau = -0,4513; p < 0,001$), stejně tak mezi zeměpisnou šířkou a proměnnými světelného záření uvb1 ($\tau = -0,8861, p < 0,001$), uvb5 ($\tau = -0,7869, p < 0,001$) a I_{sl}

($\tau = -0,7578, p < 0,001$). Slabší, signifikantní korelace jsou pak mezi zeměpisnou šířkou a teplotními proměnnými t_{sez} ($\tau = -0,2145, p = 0,0194$), t_{roz} ($\tau = -0,2705, p < 0,001$), izo ($\tau = -0,6266, p < 0,001$) či srážkovými proměnnými s_p ($\tau = -0,4162, p < 0,001$).

Tabulka 4: Kendallový korelace proměnných.



Nadmořská výška signifikantně koreluje se všemi ostatními klimatickými proměnnými kromě izotermalit; $uvb1$ ($\tau = 0,3737, p < 0,001$), $uvb5$ ($\tau = 0,3384, p < 0,001$), I_{sl} ($\tau = 0,2397, p = 0,0033$), t_p ($\tau = -0,5986, p < 0,001$), t_{sez} ($\tau = -0,2300, p = 0,0066$), t_{roz} ($\tau = -0,2086, p = 0,0282$), s_p ($\tau = 0,6019, p < 0,001$) a s_{sez} ($\tau = -0,2809, p < 0,001$).

Proměnné světelné intenzity jsou mezi sebou velmi silně korelovány, což byl očekávatelný výsledek. Pozornost je třeba věnovat signifikantním korelacím mezi izotermalitou a $uvb1$ ($\tau = 0,6300, p < 0,001$), $uvb5$ ($\tau = 0,5382, p < 0,001$) a I_{sl} ($\tau = 0,6918, p < 0,001$).

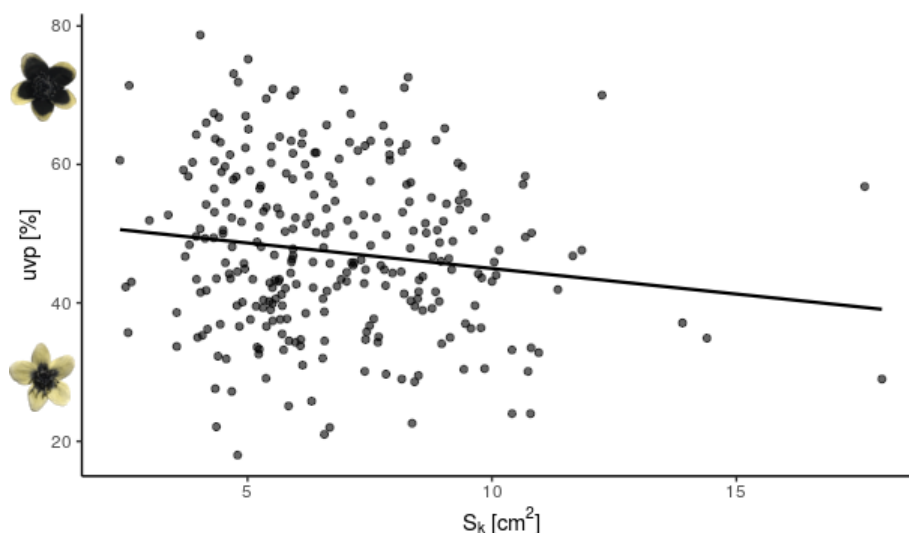
4.2 Lineární smíšené modely

Obecně zde platí, že náhodným efektem byla stanoviště sběru, modely byly pouze s náhodným interceptem. Aby koeficienty pevných efektů vycházely ve větších číslech, byla proměnná uvp vynásobena 100, a tak převedena na procenta.

Nejdříve jsme pomocí smíšeného lineárního modelu určili, zda-li uvp souvisí s celkovou plochou květu S_k . Pevný efekt tohoto modelu je zobrazen na obrázku 13.

Tabulka 5: Shrnutí modelu závislosti uvp na S_k .

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	52,342	47,694	56,990	154,99	22,03	<0,001
S_k	-0,738	-1,298	-0,177	279,42	-2,58	0,01

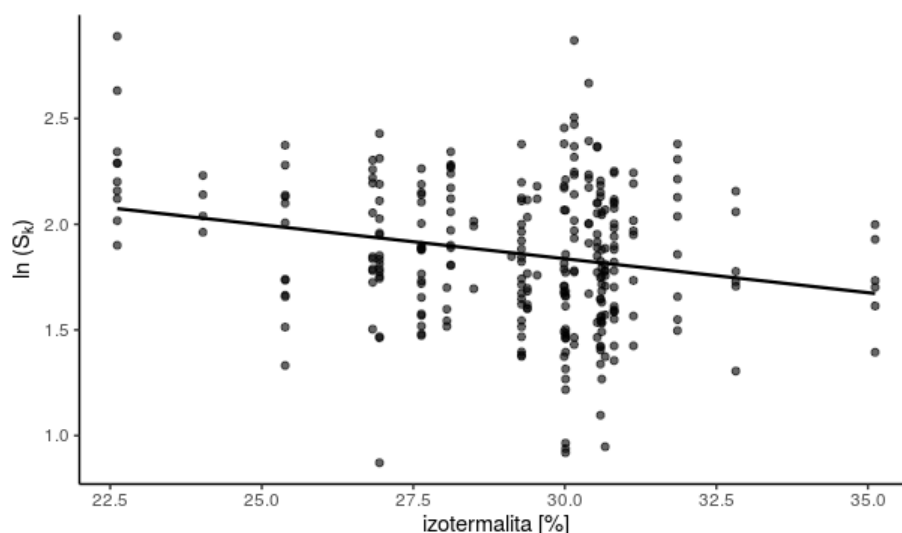


Obrázek 13: Graf závislosti uvp na S_k .

Ze sledovaných geografických a klimatických proměnných signifikantně odhadovala S_k pouze izotermalita. Kvůli splnění předpokladů pro lineární smíšené modely byly z proměnné S_k odstraněny čtyři odlehlé hodnoty a dále byla S_k převedena na přirozený logaritmus. Pevný efekt je znázorněn na obrázku 14.

Tabulka 6: Shrnutí modelu závislosti $\ln(S_k)$ na izotermalitě.

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	2,662	1,950	3,376	33,17	7,30	<0,001
$\ln(S_k)$	-0,028	-0,052	-0,003	33,23	-2,24	0,03



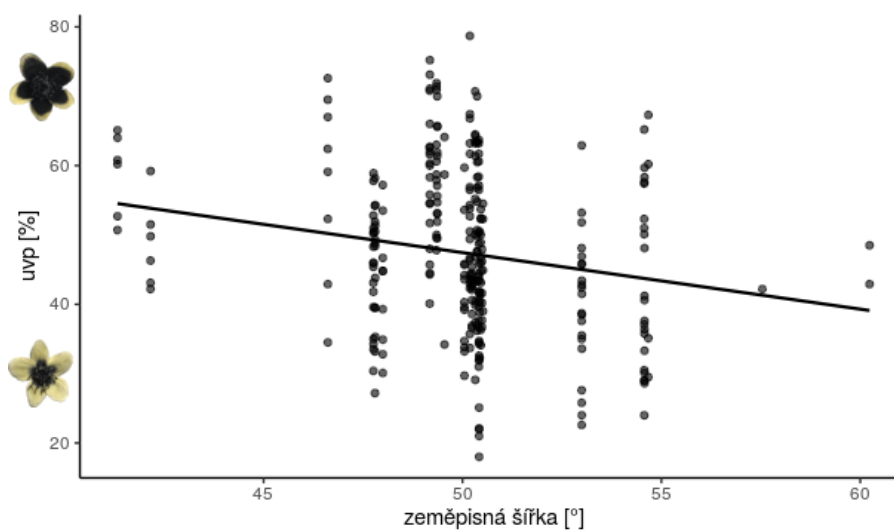
Obrázek 14: Graf závislost $\ln(S_k)$ na izotermalitě.

4.2.1 Modely vlivu geografických proměnných na ultrafialovou kresbu

Vliv zeměpisné šířky na uvp se dle našich dat ukázal jako signifikantní. Každý stupeň zeměpisné šířky se uvp sníží přibližně o 0,82. Směrem k rovníku se tedy relativní velikost UV pohlcující plochy květu postupně zvětšuje. Pevný efekt je na obrázku 15.

Tabulka 7: Shrnutí modelu závislosti uvp na zeměpisné šířce.

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	88,205	50,185	125,938	42,27	4,556	<0,001
z. šířka	-0,815	-1,568	-0,056	42,67	-2,110	0,04



Obrázek 15: Graf závislosti uvp na zeměpisné šířce.

V následujícím modelu uvažujeme jak vliv zeměpisné šířky, tak i vliv nadmořské výšky. Zde však může být potíží jejich multikolinearita. Kendalovo τ bylo spočteno na $-0,45$. Hodnota VIF^{10} je 2,41.

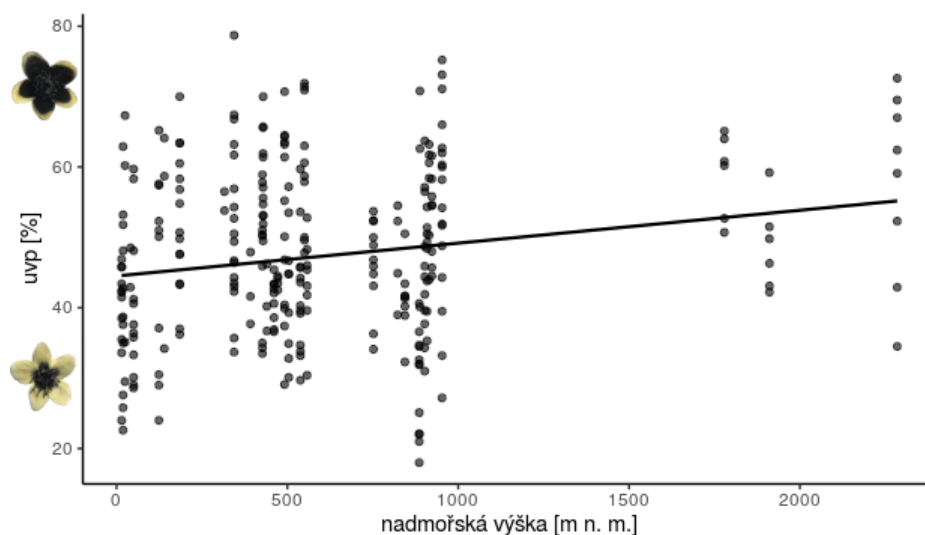
Tabulka 8: Shrnutí modelu závislosti uvp na zeměpisné šířce a nadmořské výšce.

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	73,617	11,281	1,358	40,359	2,284	0,03
z. šířka	-0,559	-1,722	0,625	41,195	-0,905	0,37
n. výška	0,002	-0,005	0,009	32,954	0,566	0,58

Vliv samotné nadmořské výšky na uvp byl také nesignifikantní. Nicméně se zde též objevuje trend větší UV pohlcující plochy květů ve vyšších nadmořských výškách. Zobrazení pevného efektu je na obrázku 16.

Tabulka 9: Shrnutí modelu závislosti uvp na nadmořské výšce.

	β	CI 95%	df	t	p	
(intercept)	44,511	4,063	48,381	33,88	22,45	<0,001
n. výška	0,005	$-8,977 \cdot 10^{-6}$	0,009	34,44	1,949	0,06



Obrázek 16: Graf závislosti uvp na nadmořské výšce.

¹⁰Variation inflation factor.

4.2.2 Modely vlivu klimatických proměnných na ultrafialovou kresbu

V prvním modelu jsme uvažovali stejné vysvětlující proměnné jako ve studii Koski et Ashman (2015a); to znamená sumu průměrných měsíčních intenzit UV-B za nejintenzivnější čtvrtinu roku $uvb5$, průměrnou roční teplotu t_p a průměrný roční úhrn srážek s_p . Model vzhledem ke své složitosti však nevysvětluje uvp o tolik lépe oproti modelu nulovému, který by obsahoval jen náhodný efekt stanoviště bez jakéhokoli pevného efektu.

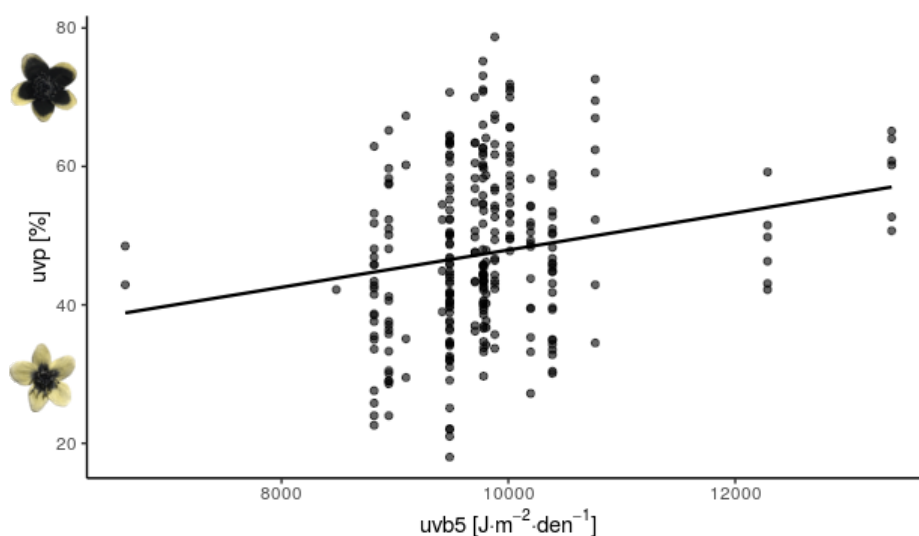
Tabulka 10: Shrnutí modelu závislosti uvp na $uvb5$, t_p a s_p .

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	18,945	-1,249	50,370	31,53	1,146	0,26
$uvb5$	0,003	$2,5 \cdot 10^{-4}$	0,005	35,70	2,093	0,04
t_p	-0,115	-1,663	1,434	30,45	-0,141	0,88
s_p	0,003	-0,005	0,010	38,33	0,608	0,55

Model, který obsahuje jako pevný efekt pouze $uvb5$ a který se signifikantně odlišuje od modelu nulového, předvídá, že s rostoucí hodnotou $uvb5$ se zvýší hodnota uvp o 0,003. Vliv pevného efektu je na obrázku 17.

Tabulka 11: Shrnutí modelu závislosti uvp na $uvb5$.

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	21,014	-3,096	45,307	41,45	1,699	0,10
$uvb5$	0,003	0,0002	0,0051	41,27	2,418	0,04



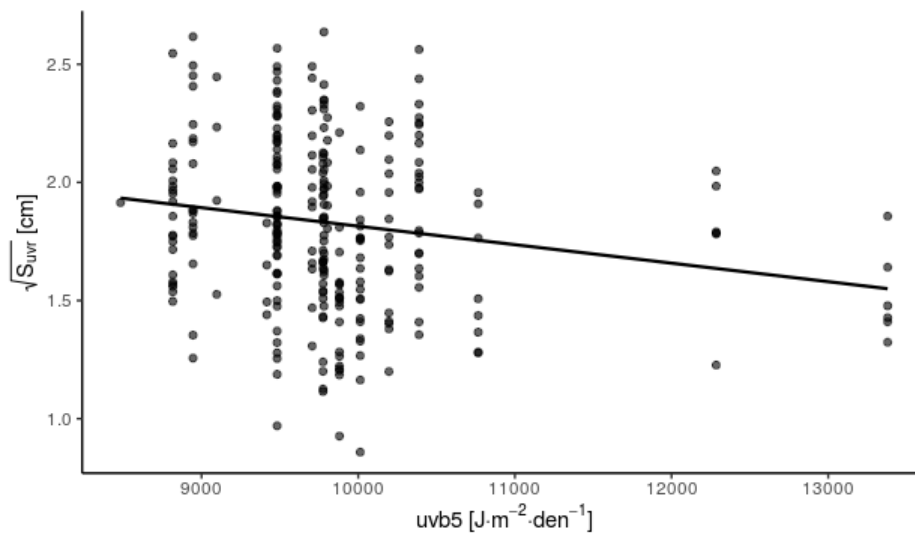
Obrázek 17: Graf závislosti uvp na $uvb5$.

Jestliže poslední model zopakujeme s průměrnou roční intenzitou UV-B $uvb1$ a dále s průměrnou roční intenzitou slunečního záření I_{sl} , získáme tři modely, které jsou od sebe prakticky nerozeznatelné. Jak $uvb1$ tak I_{sl} vykazují v zásadě stejný vliv na u_{vp} jako prediktor $uvb5$: S rostoucí intenzitou slunečního záření v okolním prostředí se zvětšuje relativní velikost UV pohlcující plochy květů.

Pro posouzení platnosti vztahu i pro absolutní velikosti UV odrážející S_{uvr} a UV pohlcující plochy S_{uva} byly vytvořeny dva podobné modely s S_{uvr} a S_{uva} jakožto závislými proměnnými a s $uvb5$ coby prediktorem. Tyto však nesplňovaly předpoklady pro lineární smíšené modely, a proto jsme ze závislé proměnné odstranili odlehlé hodnoty (pro odrážející plochu 14, pro pohlcující 7) a transformovali ji pomocí druhé odmocniny. Pevné efekty těchto modelů jsou znázorněny na obrázcích 18 a 19.

Tabulka 12: Shrnutí modelu závislosti $\sqrt{S_{uvr}}$ na $uvb5$.

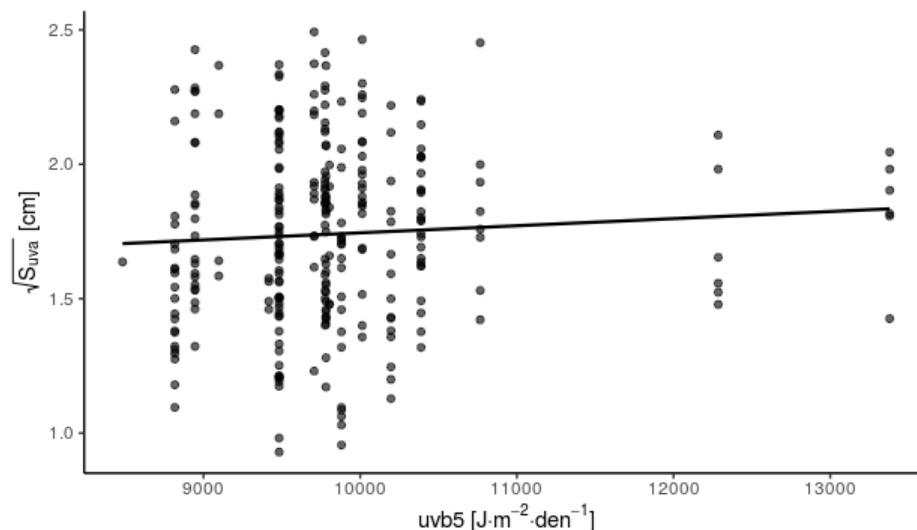
	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	2,598	1,834	3,360	3,42	6,66	< 0,001
uvb5	$-7,800 \cdot 10^{-5}$	$-1,6 \cdot 10^{-4}$	$-1,4 \cdot 10^{-6}$	3,45	-1,99	0,05



Obrázek 18: Graf závislosti $\sqrt{S_{uvr}}$ na $uvb5$.

Tabulka 13: Shrnutí modelu závislosti $\sqrt{S_{\text{uva}}}$ na uvb5 .

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	1,481	0,721	2,242	3,42	3,81	< 0,001
uvb5	$2,642 \cdot 10^{-5}$	$-5,023 \cdot 10^{-5}$	$1,029 \cdot 10^{-4}$	3,44	0,674	0,50



Obrázek 19: Graf závislosti $\sqrt{S_{\text{uva}}}$ na uvb5 .

V dalším modelu byly za pevné faktory zvoleny izotermalita, jako přiblížení teplotní extrémnosti, a uvb5 .

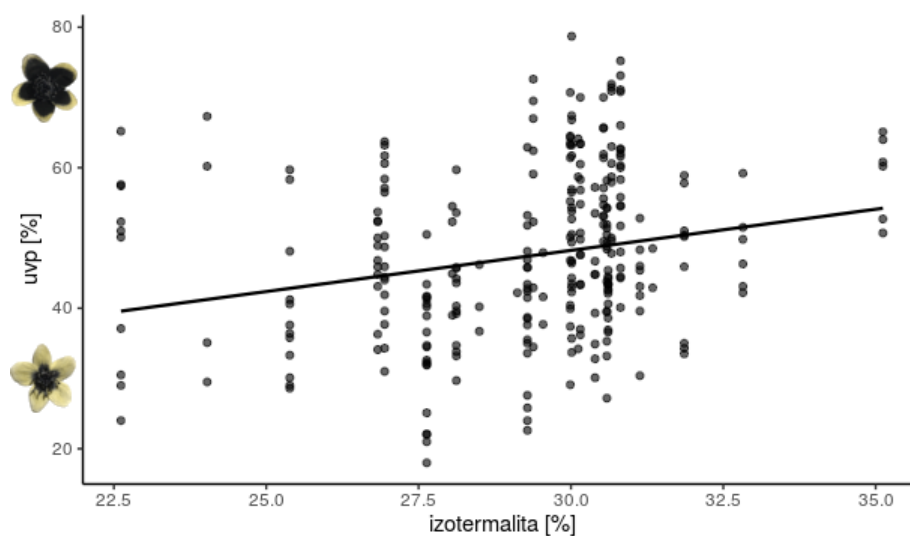
Tabulka 14: Shrnutí modelu závislosti uvp na uvb5 a izotermalitě.

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	8,918	−21,477	39,373	32,04	0,57	0,58
uvb5	0,002	−0,001	0,005	47,19	1,03	0,31
izotermalita	0,783	−0,453	2,019	36,44	1,22	0,23

Zůstane-li jako pevný efekt pouhá izotermalita, bude její vliv signifikantní. Zobrazení pevného efektu je na obrázku 20.

Tabulka 15: Shrnutí modelu závislosti uvp na izotermalitě.

	β	CI 95%		df	t	p
(intercept)	13,081	−16,709	42,978	32,09	0,86	0,40
izotermalita	1,172	0,156	2,184	32,24	2,26	0,03



Obrázek 20: Graf závislosti uvp na izotermalitě.

Poslední model obsahuje jako pevné faktory $uvb5$ a obsah celkové plochy květu S_k . Standardizovaný koeficient β je pro $uvb5$ 2,518 a pro S_k $-1,624$.

Tabulka 16: Shrnutí modelu závislosti uvp na $uvb5$ a S_k .

	β	CI 95%	df	t	p
(intercept)	22,308	$-5,552$ $50,264$	35,92	1,56	0,13
$uvb5$	0,003	$0,0002$ $0,006$	33,91	2,13	0,04
S_k	$-0,702$	$-1,258$ $-0,140$	279,58	$-2,461$	0,01

5 Diskuze

Vše jsme začínali otázkou po proměnlivosti forem, po jejím řádu. Nyní už můžeme říci, že variabilita v ultrafialovém zbarvení květů blatouchu bahenního je značná. Nalezli jsme květy jak s téměř 79% UV pohlcující plochy, tak i květy s pouhými 18%, které měly na květních lístcích pouze skromnou tmavě zbarvenou plochu. Zbytek tvořily tyčinky a pestíky ve středu květu. Na ultrafialové fotografii tak více připomínaly např. květ sasanky pryskyřníkovité (*Anemone ranunculoides*) než typického blatouchu (obrázek 21). Ve srovnání s dalšími druhy, jejichž variabilita kreseb byla popsána, jsou naše údaje srovnatelné, navíc uvádíme několik celkově nejnižších hodnot. Překvapivá je i variabilita v rámci stanovišť obecně. Například hodnoty uvp květů z okolí vesnice Běsno obsáhnou 74% rozsahu všech naměřených hodnot.



Obrázek 21: Květ blatouchu bahenního (*Caltha palustris*) a sasanky pryskyřníkovité (*Anemone ranunculoides*) v ultrafialovém světle.

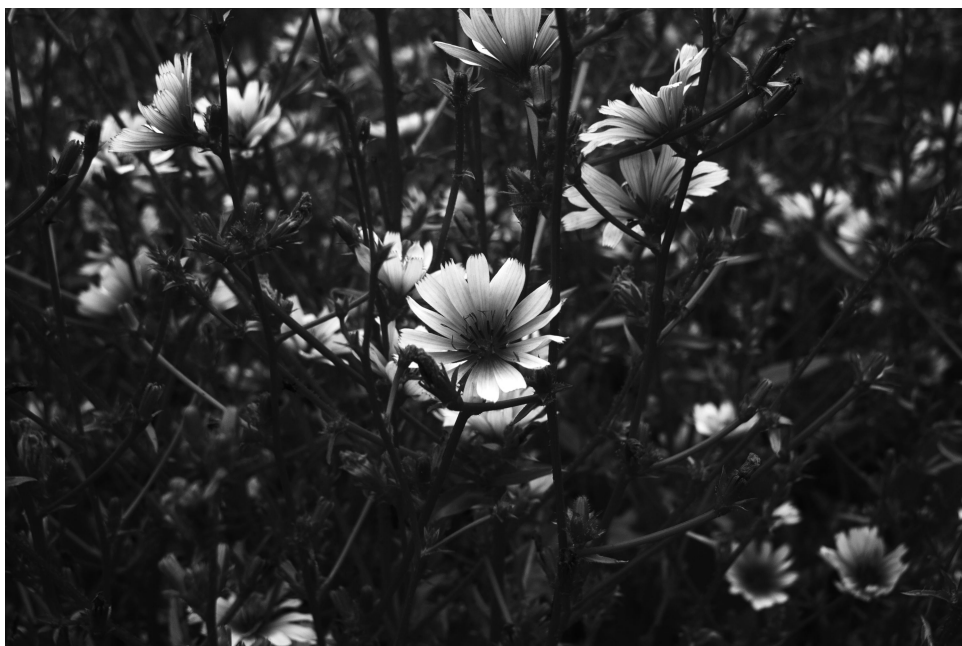
Z představených modelů vyplývá, že blatouchy mají květy tím tmavší, v čím nižší zeměpisné šířce se vyskytují. Jedná se tedy o další příklad fenoménu tmavnutí organismálních povrchů směrem k rovníku. Kvůli reliéfu celkového území, ze kterého byly květy v této studii fotografovány, je však na místě určitá opatrnost. Se zeměpisnou šířkou zde významně souvisí nadmořská výška a je tedy možné, že vliv jedné proměnné je zastřen vlivem druhé. V získaných datech se nevyskytují žádná severnější stanoviště s vyšší nadmořskou výškou, naopak nejjižnější stanoviště jsou pouze v relativně vysokých nadmořských výškách. První část problému je problémem v datech, který lze napravit dalšími pozorováními např. z horských oblastí Skandinávie, druhá je ale spíše povahou samotného rozšíření tohoto druhu. V Evropě směrem na jih blatouchů postupně ubývá a jejich nejjižnější stanoviště jsou výhradně ve vyšších nadmořských výškách. V tomto případě musí být odhadované velikosti efektů brány s rezervou. Výsledek by však byl naprosto ve shodě se stejnou patrností u mochny husí (Koski et Ashman, 2015a). Jak již bylo uvedeno, možných faktorů vysvětlujících podobné fenomény je více. Zde se obvykle skrývá potíž patrností typu Glogerova pravidla.

Naše data podporují i další závěr z práce Koski et Ashman (2015a), konkrétně signifikantní vliv prediktoru $uvb5$ na u_{vp} . Odhadnutá velikost efektu $uvb5$ v našich datech znamená přibližný nárůst o 20 procentních bodů u_{vp} mezi blatouchy kvetoucími na stanovištích s nejmenší a největší hodnotou $uvb5$. O průměrné teplotě a průměrných srážkách nelze říci, že by se jejich efekt lišil od nuly. Protože se stejné výsledky objeví i při použití intenzity celkového slunečního záření, nelze na jejich základě potvrdit důležitost právě záření ultrafialového. Rozdíly mezi proměnlivostí intenzity UV a celkové intenzity světla nejsou dostatečně velké. Hypotéza o ochranné funkci volského oka před účinky UV však dává smysl. V experimentu s vlivem UV na viabilitu pylu mochny husí Koski et Ashman (2015a) ukázali, že UV může být původcem selekčního tlaku na provedení volského oka. Je zajímavé, že se zde i v prostředí bez UV viabilita pylu mezi květy s různým poměrem u_{vp} lišila. Největší hodnoty dosahovaly květy s nejmenším poměrem u_{vp} . Výsledky experimentu je však nutné vyhodnocovat s obezřetností. Hlavním důvodem je fakt, že experiment byl prováděn na rostlinách, které byly po několik let pěstovány ve skleníku. Protože sklo téměř žádné UV-B nepropouští, jednalo se o prostředí pro rostliny nezvyklé a je těžké odhadnout, jak tím mohl být ovlivněn experiment, který se soustředil právě na vliv UV-B. V případě blatouchu bahenního musíme navíc počítat s velkou fenotypickou plasticitou. Je známo, že přesázíme-li velmi morfologicky odlišné jedince ze stanovišť se značně odlišnými podmínkami na jedno místo, jejich rozdíly se postupně vyrovnávají (Smit, 1973). To platí např. nejen pro celkový vzrůst rostliny, ale i pro nás důležitější barevný odstín květních lístků. Je představitelné, že by se tímto způsobem mohlo měnit i u_{vp} .

Existenci této patrnosti je možné ukázat i když použijeme absolutní velikost UV odrážející plochy S_{uvr} . S rostoucí $uvb5$ se S_{uvr} snižuje. Naopak $uvb5$ nebyla signifikantním prediktorem absolutní velikosti UV pohlcující plochy S_{uva}). Možným vysvětlením je, že S_{uva} není skutečným měřením UV pohlcující plochy květních lístků, ale rozdílem mezi celkovou plochou květu S_k a S_{uvr} .

Další podporu pro význam UV by mohlo nabídnout chování čekanky obecné (*Cichorium intybus*). Její květenství, která vykazují kresbu volského oka (obrázek 22) a která odrážejí více UV ve srovnání s květy blatouchu, se otevírají ráno a za slunečního počasí se dopoledne znovu zavírají. Je-li však zataženo, je možné je vidět otevřené i mnohem později. Takové chování by mohlo naznačovat i určitý vliv UV, stejně tak by ale mohlo být spojeno s teplotou či aktivitou opylovačů. Podobné chování lze pozorovat například i u pupalky dvouleté (*Oenothera biennis*) jen s rozdílem, že rozkvétá již večer. Její charakteristickou ultrafialovou kresbu nalezneme na obrázku 23.

Z tohoto hlediska je zajímavý posun stanovišť blatouchů bahenních v nižších zeměpisných šířkách do vyšších nadmořských výšek a tedy do míst s ještě vyšší intenzitou UV. Zdá se, že v tomto rozsahu hodnot není UV pro ně nijak limitující a že se s ním dokáží vyrovnat.

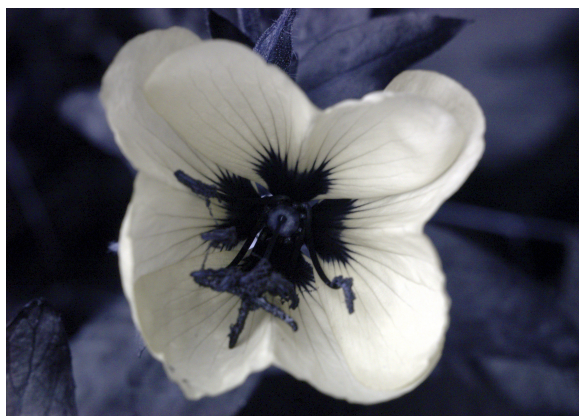


Obrázek 22: Čekanka obecná (*Cichorium intybus*) v ultrafialovém světle.

Pro posouzení hypotézy o zvýšeném množství UV pohlcujících pigmentů jako způsobu vyrovnávání se s teplotním stresem (nebo jako vedlejším efektem s ním souvisejícím) byla použita proměnná izotermalita, která by měla lépe popisovat teplotní extrémnost prostředí a mít i pro organismy o něco větší biologický význam než průměrná roční teplota. Její použití se pro naše data ale ukázalo jako problematické, hlavně pro její silnou korelaci s $uvb5$ a zeměpisnou šířkou. Navíc její zachycený gradient mezi fotografovanými stanovišti blatouchů byl relativně malý, jak je vidět na obrázku 9. Pro lepší možnost vyhodnocení by byla nutná pozorování na stanovištích lišících se více izotermalitou a zároveň jen málo zeměpisnou šířkou, potažmo $uvb5$. Efekt izotermality, který by vysvětloval odlišnou variabilitu od variability vysvětlené $uvb5$, by mohl působit skrze možný vliv na celkovou plochu květů S_k . Naše data ukazují, že blatouchy rostoucí v prostředí o vyšší izotermalitě mají menší květy, které mají spíše větší hodnotu u_{vp} . Tento efekt by však byl minimální: Květy rostoucí v prostředí s největší naměřenou izotermalitou by se dle odhadu lišily přibližně o $1,5 \text{ cm}^2$ ve srovnání s květy rostoucími v prostředí s nejmenší naměřenou izotermalitou a tím by měly u_{vp} větší o 1 procentní bod.

Tímto jsme se dostali k modelům zahrnujícím i vliv celkové plochy květů na hodnotu u_{vp} . Co však ovlivňuje velikost květů (kromě malého efektu izotermality), se můžeme zatím dohadovat. Jako nejlepší model se ukazuje model poslední, který ukazuje signifikantní vliv jak $uvb5$, tak i vliv S_k , který je ve srovnání s efektem $uvb5$ zhruba poloviční.

Závěrem není možné vyloučit, že gradienty geografických a klimatických proměnných vyjadřují také změny ve skladbě či preferencích opylovačů, a tak pouze shrnují vliv pocházející dle tohoto pohledu z nižší úrovně. Selektce ze strany opylovačů by mohla být jak



Obrázek 23: Pupalka dvouletá (*Oenothera biennis*) ve viditelném a ultrafialovém světle.

přímo na provedení ultrafialové kresby, což již bylo v úvodu práce zmíněno, tak i skrze celkovou velikost květů. Obvykle se předpokládají preference pro větší květy (Conner et Rush, 1996; Dafni et Kevan, 1997; Harder et Johnson, 2009; Parachnowitsch et Kessler, 2010). V kontextu této práce se s vědomím, že vše může být i jinak, spíše přikláníme na stranu vlivu abiotických faktorů.

6 Závěr

V této práci jsme ukázali, jak variabilní může být ultrafialová kresba typu volského oka na příkladu blatouchu bahenního (*Caltha palustris*). Dále pomocí lineárních smíšených modelů ukazujeme, že se její provedení mění s určitou pravidelností v závislosti na zeměpisné šířce. Ultrafialové světlo pohlcující oblast zabírá tím větší část květu, čím blíže rovníku se rostlina nachází. Tento jev představuje další příklad šířeji pojatého Glogerova pravidla v rostlinné říši. Jako jediné klimatické proměnné vykazující vliv na provedení kresby byly proměnné intenzity slunečního záření a izotermalita. První tak podporuje hypotézu o ochranné funkci volského oka před účinky ultrafialového záření. Vliv izotermality by mohl ukazovat na roli UV pohlcujících pigmentů ve vyrovnávání se rostlin s teplotním stresem. Zde jsou na ale namísto veliké pochyby z důvodu zkoumaných stanovišť zachycujících poměrně malý gradient izotermality a to téměř jen v souvislosti s měnící se zeměpisnou šířkou. Jako poslední ukazujeme slabou tendenci velkých květů mít relativně menší UV pohlcující plochu.

Z výše uvedených poznatků lze načrtnout další slibné směry pro výzkum v této oblasti. Jedním z nich je zaměření pozornosti ještě více na teplotní proměnné. Kromě rozpracování vlivu izotermality se jako velmi zajímavé nabízí rozšíření sledované oblasti o severnější stanoviště. Blatouch bahenní roste i v oblastech nad 70° severní šířky a je možné, že zde by již vliv teploty mohl být silnější. Nebylo by až tak překvapivé, kdyby se květy severněji rostoucích rostlin začínaly více podobat květům mnohem jižnějším a tak vykazovat patrnost podobnou Bogertovu pravidlu.

Dalším směrem by mohlo být prozkoumání vlivu fenotypické plasticity na ultrafialovou kresbu. Zde se nabízí provést víceletý přesazovací experiment s průběžným pozorováním změn v uvp.

Zajímavé srovnání variability ultrafialového vzoru volského oka by přinesla pozorování těch rostlin, které se rozmnožují výhradně apomikticky. Jiným druhem rostliny, jejíž výzkum by mohl přinést nové informace, je mochna zlatá (*Potentilla aurea*). Jak můžeme vidět na obrázku 24, kromě typické kresby volského oka v ultrafialové oblasti světla vykazuje i volské oko ve viditelné oblasti, které s rozsahem ultrafialového nesouhlasí a které je rovněž proměnlivé. Přínosné by bylo sledování variability obou v závislosti na měnícím se prostředí. Všechny navrhované studie a zpětně i tato provedená na blatouchu bahenním by také mohly být vylepšeny pomocí metod geometrické morfometrie.

Konečně, vyjdeme-li z předpokladu, že rostliny s tmavšími květy v ultrafialové oblasti jsou v místech s vyšší intenzitou UV ve výhodě a zároveň, že vzor volského oka je důležitý pro vnímání opylovačů, můžeme předložit následující hypotézu: Vzorek volského oka bude u květů miskovitého tvaru přecházet z oblasti ultrafialového světla do oblasti viditelného se zmenšující se vzdáleností od rovníku. Květy v nízkých zeměpisných šířkách by tak byly

stále dvoubarevné a zároveň zcela UV pohlcující. Tuto hypotézu by bylo možné zkoumat u různých skupin rostlin, nicméně i skupina blatouchů při letném pohledu stojí za zvážení. Je známo, že v Himalájích rostou kromě typických žlutě kvetoucích blatouchů i blatouchy s celými květními lístky bílými (var. *alba*) či purpurovými (var. *purpurea*), střed květu zůstává žlutý (Smit, 1973). Jak vypadají v ultrafialovém světle však známe není.



Obrázek 24: Tři květy mochny zlaté (*Potentilla aurea*) ve viditelném a ultrafialovém světle.

Pro člověka jsou ultrafialové kresby běžně nepřístupné. Mají zvláštní povahu skrytého a současně i povrchního. Jsou jako tajemné zprávy psané neviditelnými inkousty našich dětských let. Jako takové budou pozornost lidského ducha upoutávat napořád.

Reference

- Arista, M., Talavera, M., Berjano, R., et Ortiz, P. L. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology*, 101(6):1613–1622, 2013.
- Aviezer, I. et Lev-Yadun, S. Pod and seed defensive coloration (camouflage and mimicry) in the genus *Pisum*. *Israel Journal of Plant Sciences*, 62(1-2):39–51, 2015.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., et Walker, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1):1–48, 2015.
- Beckmann, M., Václavík, T., Manceur, A. M., Šprtová, L., von Wehrden, H., Welk, E., et Cord, A. F. gl UV: a global UV-B radiation data set for macroecological studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4):372–383, 2014.
- Blagojević, J., Jovanović, V., Adnađević, T., Budinski, I., et Vujošević, M. Chromosome status of marsh marigold, *Caltha palustris* L. (*Ranunculaceae*) from Serbia. *Genetika*, 45(3):793–798, 2013.
- Bogert, C. M. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3(3):195–211, 1949.
- Chrtěk, J., Tomšovič, P., Kovanda, M., Hejný, S., et Slavík, B. *Květena České socialistické republiky*. Academia, Praha, 1988.
- Coberly, L. et Rausher, M. Analysis of a chalcone synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids: amelioration of heat stress. *Molecular Ecology*, 12(5):1113–1124, 2003.
- Conner, J. K. et Rush, S. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105(4):509–16, 1996.
- Crifò, T., Puglisi, I., Petrone, G., Recupero, G. R., et Piero, A. R. L. Expression analysis in response to low temperature stress in blood oranges: implication of the flavonoid biosynthetic pathway. *Gene*, 476(1-2):1–9, 2011.
- Dafni, A. et Kevan, P. G. Flower size and shape: implications in pollination. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45(2-3):201–211, 1997.
- Darwin, C. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, 1. vydání, 1859. s. 131 - 166.
- Darwin, C. *The variation of animals and plants under domestication*. John Murray, London, 1. vydání, 1868. s. 249.
- Daumer, K. Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 41(1):49–110, 1958.
- Delhey, K. A review of Gloger’s rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. *Biological Reviews*, 2019.

- Feyerabend, P. *Proti metodě*. Praha, 1. vydání, 2001. s. 50.
- Fick, S. E. et Hijmans, R. J. Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12):4302–4315, 2017.
- Filella, I. et Peñuelas, J. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecology*, 145(1):157–165, 1999.
- FilterTransmission. Internal cut filter transmission, 2017. URL <https://kolarivision.com/articles/internal-cut-filter-transmission/>. [Online; navštíveno 15. července 2019].
- Fuchs, U. *The Unidentified Flying Raw*, 2015. URL <http://ufraw.sourceforge.net/>.
- Gaggiotti, O. E., Bekkevold, D., Jørgensen, H. B., Foll, M., Carvalho, G. R., Andre, C., et Ruzzante, D. E. Disentangling the effects of evolutionary, demographic, and environmental factors influencing genetic structure of natural populations: Atlantic herring as a case study. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(11):2939–2951, 2009.
- Gałecki, A. et Burzykowski, T. *Linear mixed-effects models using R: a step-by-step approach*. Springer Science & Business Media, 2013.
- Galen, C. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49(8):631–640, 1999.
- Ganders, F. R., Griffiths, A. J. F., et Carey, K. Natural selection for spotted leaves: parallel morph ratio variation in three species of annual plants. *Canadian Journal of Botany*, 58(6):689–693, 1980.
- Gill, S. S., Anjum, N. A., Gill, R., Jha, M., et Tuteja, N. DNA damage and repair in plants under ultraviolet and ionizing radiations. *The Scientific World Journal*, 2015, 2015.
- Gloger, C. W. L. *Das Abändern der Vögel durch Einfluss der Klima's: nach zoologischen, zunächst von den europäischen Landvögeln*. August Schulz, Breslau, 1833.
- Gould, S. J. et Lewontin, R. C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society B*, 205(1161):581–598, 1979.
- Gronquist, M., Bezzerides, A., Attygalle, A., Meinwald, J., Eisner, M., et Eisner, T. Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(24):13745–13750, 2001.
- Harder, L. D. et Johnson, S. D. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, 183(3):530–545, 2009.
- Heijde, M. et Ulm, R. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants. *Trends in Plant Science*, 17(4):230–237, 2012.

- Hess, E. H. The role of pupil size in communication. *Scientific American*, 233(5):110–119, 1975.
- Hijmans, R. J. *raster: geographic data analysis and modeling*, 2019. URL <https://CRAN.R-project.org/package=raster>. R package version 2.9-23.
- Hogg, C., Neveu, M., Stokkan, K.-A., Folkow, L., Cottrill, P., Douglas, R., Hunt, D. M., et Jeffery, G. Arctic reindeer extend their visual range into the ultraviolet. *Journal of Experimental Biology*, 214(12):2014–2019, 2011.
- Horth, L., Campbell, L., et Bray, R. Wild bees preferentially visit *Rudbeckia* flower heads with exaggerated ultraviolet absorbing floral guides. *Biology open*, 3(3):221–230, 2014.
- Jenkins, G. I. The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology. *The Plant Cell*, 26(1):21–37, 2014.
- Knuth, P. Die Einwirkung der Blütenfarben auf die photographische Platte. *Botanisches Centralblatt*, 48:160–165, 1891a.
- Knuth, P. Weitere Beobachtungen über die Anlockungsmittel der Blüten von *Sicyos angulata* L. und *Bryonia dioica* L. *Botanisches Centralblatt*, 48:314–318, 1891b.
- Koski, M. H. et Ashman, T.-L. Quantitative variation, heritability, and trait correlations for ultraviolet floral traits in *Argentina anserina* (Rosaceae): implications for floral evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 174(8):1109–1120, 2013.
- Koski, M. H. et Ashman, T.-L. Floral pigmentation patterns provide an example of Gloger’s rule in plants. *Nature Plants*, 1, 2015a.
- Koski, M. H. et Ashman, T.-L. An altitudinal cline in UV floral pattern corresponds with a behavioral change of a generalist pollinator assemblage. *Ecology*, 96(12):3343–3353, 2015b.
- Koski, M. H. et Ashman, T.-L. Macroevolutionary patterns of ultraviolet floral pigmentation explained by geography and associated bioclimatic factors. *New Phytologist*, 211(2):708–718, 2016.
- Kovalenko, E. Properties of norm and variability. *Russian journal of developmental biology*, 42(5):317–330, 2011.
- Krah, F.-S., Büntgen, U., Schaefer, H., Müller, J., Andrew, C., Boddy, L., Diez, J., Egli, S., Freckleton, R., Gange, A. C., et al. European mushroom assemblages are darker in cold climates. *Nature communications*, 10(1):2890, 2019.
- Kret, M. E. The role of pupil size in communication. Is there room for learning? *Cognition and Emotion*, 32(5):1139–1145, 2018.
- Kugler, H. UV-Musterungen auf Blüten und ihr Zustandekommen. *Planta*, 59(3):296–329, 1963.
- Kugler, H. UV-Male auf Blüten. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 79(2):57–70, 1966.

- Kumar, P. et Singhal, V. K. Cytology of *Caltha palustris* L. (*Ranunculaceae*) from cold regions of Western Himalayas. *Cytologia*, 73(2):137–143, 2008.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., et Christensen, R. H. B. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82(13):1–26, 2017.
- Lev-Yadun, S. Gloger’s rule in plants: the species and ecosystem levels. *Plant Signaling & Behavior*, 10(12):e1040968, 2015.
- Lev-Yadun, S. *Defensive (anti-herbivory) coloration in land plants*. Springer, 2016. s. 20.
- Lutz, F. E. Apparently non-selective characters and combinations of characters, including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 29:181–283, 1924.
- Mayr, E. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 1963. s. 25.
- Mayr, E. Prologue: some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. V *The evolutionary synthesis*. Harvard University Press, 1980.
- McShea, D. W. The evolution of complexity without natural selection, a possible large-scale trend of the fourth kind. *Paleobiology*, 31(S2):146–156, 2005.
- Meyen, S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects. *The Botanical Review*, 39(3):205–260, 1973.
- Mu, J., Li, G., et Sun, S. Petal color, flower temperature, and behavior in an alpine annual herb, *Gentiana leucomelaena* (*Gentianaceae*). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(2):219–226, 2010.
- NASA, J. NASA shuttle radar topography mission global 1 arc second. *The Land Processes Distributed Active Archive Center*, 10, 2013.
- Ohsawa, T. et Ide, Y. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2):152–163, 2008.
- Parachnowitsch, A. L. et Kessler, A. Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in *Penstemon digitalis*. *New Phytologist*, 188(2):393–402, 2010.
- Pecháček, P., Stella, D., Keil, P., et Kleisner, K. Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). *Naturwissenschaften*, 101(12):1055–1063, 2014.
- Peterson, M. L., Miller, T. J., et Kay, K. M. An ultraviolet floral polymorphism associated with life history drives pollinator discrimination in *Mimulus guttatus*. *American Journal of Botany*, 102(3):396–406, 2015.
- Petrussa, E., Braidot, E., Zancani, M., Peresson, C., Bertolini, A., Patui, S., et Vianello, A. Plant flavonoids — biosynthesis, transport and involvement in stress responses. *International journal of Molecular Sciences*, 14(7):14950–14973, 2013.

- Popov, I. *Orthogenesis versus Darwinism*. Springer, 2018.
- R Core Team. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2019. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rensch, B. *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Gebrueder Borntraeger, Berlin, 1929. s.160.
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M., García, P. C., Lopez-Lefebvre, L. R., Sánchez, E., et Romero, L. Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*, 160(2):315–321, 2001.
- Rizzini, L., Favory, J.-J., Cloix, C., Faggionato, D., O’Hara, A., Kaiserli, E., Baumeister, R., Schäfer, E., Nagy, F., Jenkins, G. I., et al. Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. *Science*, 332(6025):103–106, 2011.
- Rozema, J., van de Staaij, J., Björn, L. O., et Caldwell, M. UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(1):22–28, 1997.
- Samanta, A., Das, G., et Das, S. K. Roles of flavonoids in plants. *International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 6(1):12–35, 2011.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., et Eliceiri, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7):671–675, 2012.
- Shakespeare, W. *Cymbeline*. University Society, New York, 1901. 2.3.24-25.
- Sharov, A. A. Evolutionary constraints or opportunities? *Biosystems*, 123:9–18, 2014.
- Silberglied, R. E. Communication in the ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10:373–398, 1979.
- Smit, P. G. Taxonomical and ecological studies in *Caltha palustris* L. (preliminary report). *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht*, 278(1):500–510, 1967.
- Smit, P. G. Taxonomical and ecological studies in *Caltha palustris* L. II. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht*, 311(1): 280–292, 1968.
- Smit, P. G. A revision of *Caltha* (*Ranunculaceae*). *Blumea*, 21:119–150, 1973.
- Solovchenko, A. E. et Merzlyak, M. N. Screening of visible and UV radiation as a photo-protective mechanism in plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 55(6):803–822, 2008.
- Stamper, D. A., Lund, D. J., Molchany, J. W., et Stuck, B. E. Human pupil and eyelid response to intense laser light: implications for protection. *Perceptual and Motor Skills*, 95(3):775–782, 2002.
- Stevens, M. et Ruxton, G. D. Do animal eyespots really mimic eyes? *Current Zoology*, 60 (1):26–36, 2014.

- The GIMP Development Team. *GIMP 2.8.16*, 2015. URL <https://www.gimp.org/>.
- Torabinejad, J., Caldwell, M. M., Flint, S. D., et Durham, S. Susceptibility of pollen to UV-B radiation: an assay of 34 taxa. *American Journal of Botany*, 85(3):360–369, 1998.
- Tovée, M. J. Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(11):455–460, 1995.
- Vavilov, N. I. Phytogeographic basis of plant breeding. V Chester, K. S., editor, *The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants*. Chronica Botanica Co., Waltham, MA, 1951.
- Wang, Y., Zhang, N., Qiang, W., Xiong, Z., et Du, G. Effects of reduced, ambient, and enhanced UV-B radiation on pollen germination and pollen tube growth of six alpine meadow annual species. *Environmental and Experimental Botany*, 57(3):296–302, 2006.
- Weevers, T. Flower colours and their frequency. *Acta botanica neerlandica*, 1(1):81–92, 1952.
- Whitney, H. M., Dyer, A., Chittka, L., Rands, S. A., et Glover, B. J. The interaction of temperature and sucrose concentration on foraging preferences in bumblebees. *Naturwissenschaften*, 95(9):845–850, 2008.
- Willis, J. C. *The course of evolution: by differentiation or divergent mutation rather than by selection*. Cambridge University Press, Cambridge, 1940. s. 26, 62, 63, 115, 201.
- Wimsatt, W. C. et Schank, J. C. Two constraints on the evolution of complex adaptations and the means for their avoidance. *Evolutionary progress*, 1988.
- Woodell, S. et Kootin-Sanwu, M. Intraspecific variation in *Caltha palustris*. *New Phytologist*, 70(1):173–186, 1971.
- Yoshioka, Y., Horisaki, A., Kobayashi, K., Syafaruddin, Niikura, S., Ninomiya, S., et Ohsawa, R. Intraspecific variation in the ultraviolet colour proportion of flowers in *Brassica rapa* L. *Plant Breeding*, 124(6):551–556, 2005.
- Zakharova, E. Y. Phenotypic variability of eye-spots in natural populations of *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera, Satyridae). *Entomological review*, 88(9):1064–1074, 2008.
- Zhang, C., Yang, Y.-P., et Duan, Y.-W. Pollen sensitivity to ultraviolet-B (UV-B) suggests floral structure evolution in alpine plants. *Scientific reports*, 4:4520, 2014.
- Zhao, Z.-G. et Wang, Y.-K. Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. *PLOS One*, 10(2):e0118299, 2015.

Seznam obrázků

1	Devaterník velkokvětý (<i>Helianthemum grandiflorum</i>) ve viditelném světle. .	5
2	Devaterník velkokvětý (<i>Helianthemum grandiflorum</i>) v ultrafialovém světle.	5
3	Blatouch bahenní (<i>Caltha palustris</i>) ve viditelném světle.	13
4	Blatouch bahenní (<i>Caltha palustris</i>) v ultrafialovém světle.	13
5	Propustnost světla podle vlnové délky skrze filtr Baader U-Filter 2". Převzato z dokumentace k produktu.	14
6	Měřené znaky květů: Vlevo délka květního lístku červeně, vpravo obsah UV pohlcující plochy tmavě modře a obsah UV odrážející plochy světle modře.	15
7	Mapa průměrné roční intenzity slunečního záření s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.	16
8	Mapa průměrné roční teploty s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.	16
9	Mapa izotermality s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.	17
10	Mapa průměrného ročního úhrnu srážek s vyznačenými stanovišti fotografovaných květů.	17
11	Fotografie květů blatouchu bahenního v ultrafialovém světle seřazené dle uvp: 0,180; 0,258; 0,332; 0,403; 0,480; 0,556; 0,629; 0,719; 0,787.	20
12	Krabicový diagram variability uvp na jednotlivých stanovištích.	21
13	Graf závislosti uvp na S_k	23
14	Graf závislosti $\ln(S_k)$ na izotermalitě.	24
15	Graf závislosti uvp na zeměpisné šířce.	24
16	Graf závislosti uvp na nadmořské výšce.	25
17	Graf závislosti uvp na uvb_5	26
18	Graf závislosti $\sqrt{S_{uvr}}$ na uvb_5	27
19	Graf závislosti $\sqrt{S_{uva}}$ na uvb_5	28
20	Graf závislosti uvp na izotermalitě.	29
21	Květ blatouchu bahenního (<i>Caltha palustris</i>) a sasanky pryskyřníkovité (<i>Anemone ranunculoides</i>) v ultrafialovém světle.	30
22	Čekanka obecná (<i>Cichorium intybus</i>) v ultrafialovém světle.	32
23	Pupalka dvouletá (<i>Oenothera biennis</i>) ve viditelném a ultrafialovém světle.	33
24	Tři květy mochny zlaté (<i>Potentilla aurea</i>) ve viditelném a ultrafialovém světle.	35

Seznam tabulek

1	Základní popis sledovaných znaků květů.	19
2	Základní popis geografických a klimatických proměnných, 1. část.	19
3	Základní popis geografických a klimatických proměnných, 2. část.	20
4	Kendallový korelace proměnných.	22
5	Shrnutí modelu závislosti uvp na S_k	23
6	Shrnutí modelu závislosti $\ln(S_k)$ na izotermalitě.	23
7	Shrnutí modelu závislosti uvp na zeměpisné šířce.	24
8	Shrnutí modelu závislosti uvp na zeměpisné šířce a nadmořské výšce.	25
9	Shrnutí modelu závislosti uvp na nadmořské výšce.	25
10	Shrnutí modelu závislosti uvp na uvb_5 , t_p a s_p	26
11	Shrnutí modelu závislosti uvp na uvb_5	26
12	Shrnutí modelu závislosti $\sqrt{S_{uvr}}$ na uvb_5	27
13	Shrnutí modelu závislosti $\sqrt{S_{uva}}$ na uvb_5	28
14	Shrnutí modelu závislosti uvp na uvb_5 a izotermalitě.	28
15	Shrnutí modelu závislosti uvp na izotermalitě.	28
16	Shrnutí modelu závislosti uvp na uvb_5 a S_k	29